©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Freilandbeobachtungen an *Callionymus festivus* Pall. und *Tripterygion tripteronotus* Risso, zwei Mittelmeerfischen, unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens

Von E. F. Abel

(Aus dem II. Zoologischen Institut der Universität Wien)

Mit 8 Abbildungen im Text und auf 1 Tafel

(Vorgelegt in der Sitzung am 1. Dezember 1955)

Einleitung.

Im Anschluß an langjährige Freilandbeobachtungen von Fischen des Mittelländischen Meeres, gelang es im Juni 1955, den Leierfisch *Callionymus festivus* Pall. und *Tripterygion tripteronotus* Risso, einem Blenniiformen aus der Familie der *Clinidae*, im Golf von Neapel während ihrer Fortpflanzung eingehend zu studieren. Die mehrwöchigen Beobachtungen wurden durch das Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. W. Kühnelt und durch die Unterstützung des Unterrichtsministeriums ermöglicht, wofür ich an dieser Stelle aufrichtig danken möchte. Weiters sei hier der tätigen Hilfe der Herren Prof. Dr. E. Tortonese (Genua) und Dr. Käsbauer, Kustos der Fischabteilung am hiesigen Naturhistorischen Museum, herzlich gedacht.

Die Ergebnisse verdienen insoweit eine Veröffentlichung, als über die Fortpflanzung der Gattung *Callionymus* nur eine Aquariumbeobachtung vorliegt, während über das Fortpflanzungsverhalten von *Tripterygion* meines Wissens nach bisher keinerlei Angaben gemacht werden konnten.

Die Fische wurden mit Hilfe der modernen Tauchmethode frei schwimmend direkt beobachtet.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zur Biologie von Callionymus festivus Pall.

Allgemeines.

O. Steche (1914) berichtet über eine Aquariumbeobachtung des Laichaktes der Goldgrundel *C. lyra* L. durch Holt. Dieser selbst referiert in seiner ausführlichen Arbeit (1898) eine diesbezügliche Mitteilung von Saville Kent (1883), auf welche sich auch E. Mohr (1929) stützt. Holt zitiert die Beobachtungen Kents fast wörtlich, da sich jene mit seinen Befunden vielfach nicht decken.

Diesen zufolge laicht *C. lyra* in den ersten Monaten des Jahres. Die Fische kommen im Jänner in Küstennähe, um abzulaichen. Im Aquarium wurde die Fortpflanzung im Februar (11. bis 19.) und März (8. bis 18.) beobachtet, wobei die ♂♂ nur in der Zeit von 9—11 Uhr und nach 16 Uhr Aktivität zeigten. Holt berichtet weiters, daß die beiden frisch eingebrachten Männchen oft und lange an der Oberfläche des Beckens schwammen. (Meiner Meinung nach ein abnormes Verhalten, welches durch die Appetenz nach Flucht aus dem beengten Raum hervorgerufen wurde.) Wenn ein Männchen zum Boden herabkam, schwamm ein Weibchen sofort hin und schien an ihm zu riechen. Dann zeigten die Weibchen kein weiteres Interesse an den Männchen. Ehe Holt nun das Paarungsverhalten beschreibt, schildert er die Beobachtung S. Kents wie folgt: „Das ♂ schwimmt mit gespreizten Flossen um das ♀. Dieses gleitet auf das ♂ zu, beide ‚eilen sich in die Arme' und steigen zur Wasseroberfläche, die sie im Aquarium bald erreicht haben, und sinken, nach fruchtlosen Versuchen, die Wasseroberfläche zu durchbrechen, langsam zu Boden. Während dieser ‚Hochzeitstour' legen sie die Bauchflächen eng aneinander und geben dabei zweifellos Eier und Sperma ab. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß die Befruchtung in dem Augenblick erfolgt, da die Tiere kurz über dem Wasserspiegel sind, wie es A. Stenzel bei der Nase oder Zupe (*Chondrostoma nasus*) berichtet".

Holt setzt nun seine eigenen Mitteilungen fort. Diesen zufolge bemerkt das ♂ die ♀♀ nicht, welche balzende ♂♂ aktiv aufsuchen. Die Weibchen legen sich mit den Bauchflossen auf die der ♂♂ und werden senkrecht hochgetragen. Die Analflossen des Paares verschränken sich ineinander, und in diesen „Trichter" werden offenbar Eier und Samen abgegeben. Das Aneinanderlegen der Ventralflächen, wie es Kent beschreibt, wird von Holt bestritten.

Es würde zu weit führen, alle Mitteilungen Holts hier zu wiederholen, aber ich werde im folgenden immer wieder auf dessen

Arbeit Bezug nehmen, und namentlich jene Punkte, in denen meine Beobachtungen von denen Holts differieren, ausdrücklich hervorheben. Denn das Freilandstudium dieser Fische ergab nicht nur weitere Einblicke, sondern auch wesentliche Verschiedenheiten zu den Angaben jenes Autors, so daß ein allgemeiner Bericht wünschenswert erscheint.

Da es sich im vorliegenden Falle um *C. festivus* handelt, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden, wieweit die von Holt beobachteten Exemplare der Art *C. lyra* ein tatsächlich anderes Verhalten besitzen oder dieses durch die abnormalen Verhältnisse des Aquariums modifiziert wurde. Höchstwahrscheinlich ist das Resultat der Beobachtungen Holts mit Berücksichtigung beider Faktoren zu bewerten.

Den Leierfisch fand ich bereits 1951 beim Absuchen eines 5 km langen Küstenstreifens bei Sorrent auf einen einzigen Platz inmitten einer Sandbucht beschränkt. In den folgenden Jahren lagen genau die gleichen Verhältnisse vor, und ich kann die Angaben älterer Beobachter betreffs der Standorttreue der Tiere nur bestätigen.

Die individuenarme, schüttere Population (es wurden etwa 20 Tiere, überwiegend Weibchen, gesichtet) ist auf einem etwa 100 m langen und 20 m breiten Streifen entlang der Küste verteilt, doch werden einzelne Flecken von ungefähr 10 × 10 m auffällig bevorzugt. Die Wassertiefe des Siedlungsraumes beträgt zwischen 1 und 3 m; nie habe ich die Fische in größerer Tiefe angetroffen. Ebenso meiden sie stark verschlammtes Substrat und die benachbarten Posidoniawiesen. Der von ihnen bevorzugte feine Sandgrund zeigt nur geringe Verschmutzung. Unklar bleibt die Art der Orientierung der Fische, da sie einerseits zweifellos Ortstreue bekunden, andererseits das Substrat sehr homogen erscheint und keine optischen Merkzeichen bietet. Der Aktionsradius der Tiere ist gering. Ein Individuum, das eine Stunde lang durch das Tauchglas beobachtet wurde, bewegte sich ständig auf einer Bodenfläche von 4 × 4 m. Die Grenzen dieses Raumes wurden nie überschritten, und dies wird durch die nur wenige Zentimeter weiten Lokomotionsdistanzen und langen Ruhepausen leichter verständlich. Dieser geringe Aktionsradius erklärt jedoch nicht die gezeigte Gebundenheit an einen beschränkten Ausschnitt einer homogenen Umgebung. Die Tiere könnten ebensogut sukzessiv vagabundieren.

Die häufigste Art der Fortbewegung besteht in kurzen Gleitphasen über dem Sand mit Hilfe der Brustflossen, wobei die fächerförmig abgespreizten Bauchflossen als „Fahrgestell“ dienen und wie Kufen den Körper gegen den Untergrund abstützen. Die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

übrigen Flossen werden dabei eng an den Körper gelegt getragen, wodurch sie als kaum wahrnehmbare dünne Striche erscheinen.

Diese Art der Fortbewegung wird dann modifiziert, wenn große Strecken zurückgelegt werden. In diesem Falle schwimmt das Tier sehr rasch, knapp, aber völlig frei, über den Boden dahin. (Eine Analogie zu rasch laufenden Echsen, die dann ebenfalls den Körper frei über den Boden tragen.) Dieses Verhalten wird aber nur bei Beunruhigung gezeigt[1], die Betätigung der Flossen konnte infolge der Raschheit der Bewegung nicht beobachtet werden. In voller Flucht schießt der Fisch meterweit (bis 4 m) im Wasser davon und pflegt sich beim Landen im Boden zu vergraben.

Dasselbe wird auch bei leichter Beunruhigung durch zitterndes Schlängeln des Körpers und mit Hilfe der Bauchflossen durchgeführt. Die Augen sehen dann häufig aus dem Sande hervor, meist jedoch liegt das Tier 1—2 cm tief völlig im Sand vergraben.

Die Fluchtdistanz ist verhältnismäßig gering und beträgt bei vorsichtiger Annäherung des Tauchers mit gestreckter Hand etwa 20 cm. Der Fluchtweg beträgt durchschnittlich 1,2 m. Bei extremer Beunruhigung (z. B. Ausgraben aus dem Sand) wurde einmal eine Fluchtweglänge von 4 m registriert. Interessant ist, daß die Goldgrundel, sobald sie gejagt wird und sich im Boden vergräbt, unter dem Sand gewissermaßen „einen Haken schlägt", indem sie Position und Richtung ändert. Dies hat zur Folge, daß *Callionymus* bei Nachgraben im Sand durch den Verfolger an einer ganz anderen Stelle und in anderer Richtung davonschnellt, als zu erwarten war.

Ein wirklich freies Schwimmen im offenen Wasser konnte ich nur während des Laichaktes beobachten.

Das Fortpflanzungsverhalten von *Callionymus festivus* Pall.

Die Balz der Fische sah ich im August 1951; im Juli 1952 konnte ich an einem frisch gefangenen Paar den Laichakt in einem kleinen Aquarium beobachten (eine Stunde nach dem Fang der Tiere!) und fand die Angaben Holts bestätigt. Diesmal gelang es, die Balz und Fortpflanzung Ende Juni im natürlichen Milieu zu studieren, und damit ist die Angabe, wonach die Laichzeit in die ersten Monate des Jahres fällt, dahin zu erweitern, daß *Callionymus festivus* Pall. Sommerlaicher ist.

Zwei Paare der laichwilligen Tiere wurden nach Ende der Beobachtung gefangen und gemessen. Die Körperlänge der ♂♂ be-

[1] Das Oberflächenschwimmen der Tiere nach Holt ist sicherlich auf den beengten Raum des Aquariums zurückzuführen.

trug 7 und 8 cm, die Schwanzflosse war 3 bzw. 4 cm lang; die ♀♀ waren 5 + 1,5 cm lang. Damit betrug die Gesamtlänge der ♂♂ 10 und 11 cm, die der ♀♀ 6,5 cm. Das bedeutet, daß die Tiere keineswegs die maximale Länge erreicht hatten, die T. Soljan (1948) mit 14 cm beziffert.

Für gewöhnlich sitzt das Weibchen während der Balz ruhig, während sich das Männchen oft aus meterweiter Entfernung in den bereits beschriebenen kurzen Zügen geradlinig dem Weibchen nähert. (Also genau das Gegenteil des Verhaltens von *C. lyra* L., wie es Holt beschreibt.)

Dieses geradlinige Anschwimmen scheint darauf hinzuweisen, daß das ♀ auch aus großer Entfernung vom Partner wahrgenommen wird. Es zeigt sich nun bei näherem Zusehen, daß die unscheinbar gefärbten ♀♀, welche völlig der Farbe des Untergrundes angepaßt sind, ein sehr auffälliges Merkmal besitzen, welches sie willkürlich zur Schau stellen können und das sie in ihrer Umgebung weithin sichtbar macht: Die Rückenflosse besteht bei beiden Geschlechtern aus zwei getrennten Teilen, wobei der vordere ein kleines, dreieckiges Segel darstellt und so wie der rückwärtige Flossenabschnitt normalerweise völlig am Rücken anliegend getragen wird. Nun ist interessanterweise dieses Fähnchen bei den ♀♀ schwarz oder dunkelbraun gefärbt und wird bei Erregung auf- und abgeklappt bzw. aufgestellt und im Wasser hin- und herschwanken gelassen (Abb. 1 a). Am besten läßt sich der Vorgang mit einem Winken mittels Flagge vergleichen, und das ♀ vermag seine Anwesenheit dadurch auf weite Entfernung zu signalisieren. Da dieses Verhalten auch während der „Balzspirale" des ♂ und bei Beunruhigung durch den Taucher gezeigt wird, scheint dies eine Reaktion auf allgemeine Erregung zu sein.

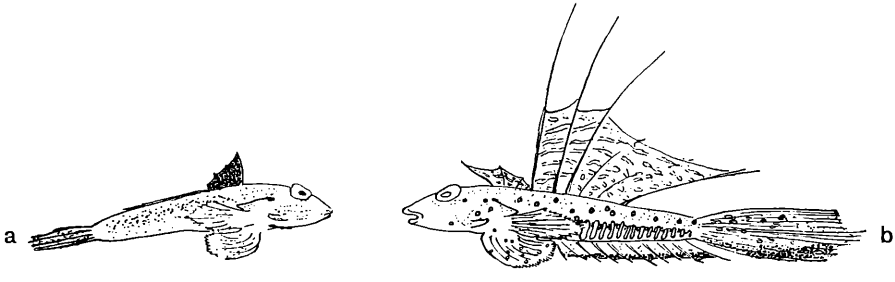


Abb. 1. a Mit dem Rückensegel signalisierendes Weibchen von *C. festivus*. b Flossenhaltung des Männchens während der „Spirale". Die Schwanzflosse zeigt metallischen Blauglanz.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Signalisiert das ♀ nicht, so wird es bei den Kreuz- und Querstreifzügen des ♂ von diesem aus etwa 1,5 m Entfernung entdeckt. Es nähert sich ruckartig dem ♀ bis auf etwa 30 cm Entfernung und spreizt jetzt Schwanz und Rückenflossen, wodurch deren leuchtend blaue Zeichnung voll zur Geltung kommt (Abb. 1 b). Nun beginnt die „Spirale", eine Balzphase, in der das ♂, meist von rückwärts kommend, immer engere Kreise um das ruhig sitzende ♀ zieht (Abb. 2). Flossen und Kiemendeckel werden weit abgespreizt, die gelben „Lippen" sind vorgestülpt. Während der Spirale fährt das ♀ fort, mit dem dunklen Rückensegel zu winken. Ein adäquates Verhalten zeigt das ♂ während der Spirale, indem es sein helles vorderes Rückensegel wie einen Fächer soweit nach vorne spannt, daß der erste Flossenstrahl beinahe den Kopf berührt (Abb. 1 b).

Ist das ♀ nicht balzwillig, so wendet es sich während der Spirale des ♂ von diesem ab und zieht das Rückensegel ein. Dar-

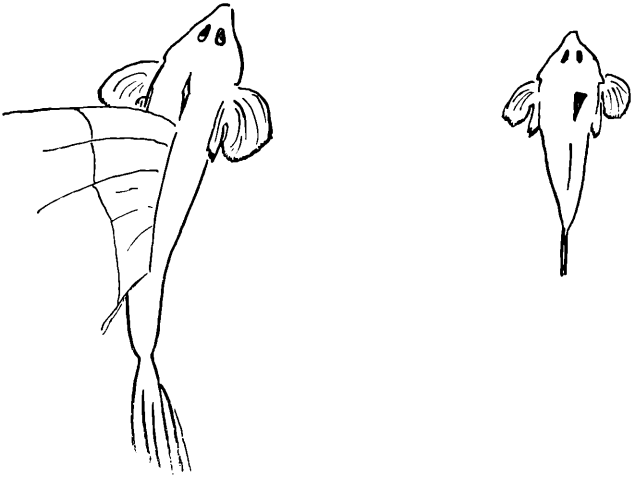


Abb. 2. Paarbildung von *C. festivus*. Das Männchen schwimmt das Weibchen in einer spiraligen Linie an, bis es knapp neben dem Weibchen zu liegen kommt. Dieses wendet sich bei Laichbereitschaft dem Männchen zu.

Abb. 3. Die „Hochzeitstour" von *C. festivus*. Das Männchen trägt das Weibchen auf der Bauchflosse in einem Winkel von etwa 50° steil zur Höhe. Die Körper werden parallel, die Flossen an diesen eng gefaltet, getragen. Das Schwimmen wird nur mit Hilfe der Brustflossen bewerkstelligt.

aufhin schwimmt das ♂ fort, ohne jemals den Versuch zu machen, mit „sanfter Gewalt" seinem Werben nachzuhelfen.

Bei Laichbereitschaft läßt das ♀ das ♂ ganz nahe herankommen und wendet sich schließlich diesem zu, welches nunmehr die Flossen einzieht und Kopf an Kopf mit dem ♀ zu liegen kommt. Der nun beginnende Laichakt ist dem von *C. lyra* sehr ähnlich: das Weibchen wird (hier allerdings nicht während des Schwimmens) mit seiner Bauchflosse auf die daruntergebrachte Bauchflosse des Männchens hochgeschaufelt, und seitlich eng aneinandergeschmiegt heben sich nun die Fische langsam vom Boden ab und schwimmen zur Höhe (Abb. 3). Dabei werden wahrscheinlich Eier und Samenflüssigkeit abgegeben.

Auch Holt sah weder Samenflüssigkeit noch Eier, obwohl er aus unmittelbarer Nähe im Aquarium die „Hochzeitstour" verfolgen konnte. Immerhin erbrachte er den indirekten Beweis des stattgefundenen Laichakts dadurch, daß er befruchtete Eier mit einem Netz von der Aquariumoberfläche

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

abfischen konnte. Die Eier beschreibt er als sehr klein, transparent und planktontisch. Es ist erklärlich, daß es dem Taucher noch weniger möglich ist, Eier und Samenflüssigkeit zu sehen.

Sowohl S. Kent als auch Holt berichten über die Paarbildung von *C. lyra* recht verschieden und beide abweichend zu dem hier geschilderten Fall. Kent spricht von einem ruhig sitzenden Weibchen, dem sich das imponierende Männchen nähert (dieses erkennt also nach dieser Darstellung sehr wohl das Weibchen). Erst in großer Nähe und nach einiger Zeit schwimmt das ♀ aktiv das ♂ an, und die Paarbildung ist damit vollzogen. Holt dagegen schildert die Unfähigkeit der *C. lyra* ♂♂, die eigenen ♀♀ aus der Entfernung zu erkennen. Die Paarbildung wird nach diesem Autor dadurch erreicht, daß die ♂♂ in voller Farbpracht und imponierend einfach in der Gegend herumschießen, allenfalls alle begegnenden Fische, gleichgültig welcher Art, androhen, und nur das typische Verhalten der ♀♀, welche aus Entfernung auf das ♂ zuschwimmen, der Auslöser für die weitere Verhaltenskette ist, die zur Paarbildung führt. Den Grund für dieses Nichterkennen der ♀♀ durch die ♂♂ führt der Autor auf die gleichmäßige Sandfärbung der ersteren zurück; auch der vordere Teil der Dorsalflosse wird als unscheinbar gefärbt bezeichnet. Ob Kent oder Holt richtig beobachtet hat, ist schwer zu sagen. Möglicherweise waren die Tiere Holts durch das enge Beisammensein mit einem *Mullus*-Schwarm stark irritiert. Daß die Fortpflanzung dennoch stattgefunden hat, spricht nicht dagegen: meine Tiere taten dies in einem 10-l-Aquarium, eine Stunde nach ihrem Fang! Jedenfalls scheint sicher zu sein, daß das Signalisieren der Weibchen ein Charakteristikum der Art *C. festivus* ist, ebenso die Färbung der Rückenflosse.

Interessant ist in diesem Zusammenhang die von Holt erwähnte Annahme Garstangs, daß die erste schwarze Rückenflosse von *Trachinus vipera* eventuell die Bedeutung eines Warnsignals haben könnte. Bei Annäherung eines Feindes werde diese nämlich aufgestellt. Da dies auch bei den ♀♀ von *C. festivus* zutrifft[2], überdies aber bei verschiedenster Erregung gezeigt wird, nehme ich an, daß hier vielleicht eine Übersprungbewegung vorliegt. Es wäre zu untersuchen, ob das Segel von *Trachinus vipera* nur bei Annäherung eines Feindes zur Schau gestellt wird.

Dazu ist zu bemerken, daß die Körper während dieses eigenartigen Verhaltens ganz ruhig getragen werden; das Hochsteigen wird nur mit Hilfe der Brustflossen bewerkstelligt. Dabei nehmen die Körper einen Winkel von 45—60° ein, und das ♀ wird 7 bis 10 Sekunden lang vom ♂ auf den Flossen getragen. Während dieser Zeit hebt sich das Paar 50—80 cm über den Boden, der Wasserspiegel wird — im Gegensatz zu den Aquariumbeobachtungen Holts — niemals erreicht. Am höchsten Punkt angelangt, schießen die Tiere dann blitzschnell auseinander und dem Grund zu. Nur selten findet sich das gleiche Paar unmittelbar darauf wie-

[2] Die ♂♂ von *C. lyra* spreizten nach der Beobachtung Holts ebenfalls auch ohne Sexualerregung die Rückenflosse. So zum Beispiel bei Jagd mit dem Netz im Aquarium, beim Füttern, vor einem Wurm, ehe dieser gepackt wurde, usw. Der Meinung Holts, daß dies ein Imponieren sei, um vielleicht andere anwesende ♂♂ vom Futter abzuschrecken, kann ich mich nicht anschließen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

der zur gemeinsamen Balz. In der Regel wird auf Futtersuche gegangen, bis ein anderer Partner ins Gesichtsfeld rückt.

Holt beschreibt die Hochzeitstour von *C. lyra* als völlig senkrechtes Aufsteigen des Paares, wobei die Analflossen der Partner aneinandergelegt, einen Trichter bilden. Die Bauchseiten wären einander etwas zugedreht, das Männchen würde den Körper stark gegen die Genitalpapille des Weibchens krümmen. Ein völliges Aneinanderlegen der Ventralflächen, wie dies Kent beschreibt, hält Holt für ausgeschlossen, da die Tiere sonst ihren Halt mit den Bauchflossen verlieren müßten. Diese Argumentation ist zweifellos richtig.

Bei allen von mir beobachteten Fällen konnte ich kein Verschränken der Flossen und ebenso keine Körperkrümmung des ♂ feststellen. *Callionymus festivus* vollzieht die Hochzeitstour im Gegensatz zu *C. lyra* in paralleler Körperhaltung. Dafür fällt einem anderen Umstand um so mehr Bedeutung zu: das Aufsteigen erfolgt nicht senkrecht, sondern in schrägem Winkel. Da sich die Partner von *C. festivus* offenbar nur mit Hilfe der Bauchflossen zusammenhalten, wäre ein senkrechtes Aufsteigen genau so unmöglich wie im Falle eines Aneinanderlegens der Bauchseiten. Die Parallelität der Körper geht mit dem schrägen Aufsteigwinkel konform. So betrachtet, verliert die Deutung des Flossentrichters bei *C. lyra* für die Befruchtung an Wert zugunsten der Auffassung, daß die Anlehnung der Analflossen mehr die Funktion des Zusammenhaltens haben dürfte.

In diesem Zusammenhang sei weiters auf die Deutung der verlängerten Flossen des ♂ bei *Callionymus* eingegangen, die Holt auf Anregung J. T. Cunninghams wiedergibt. Da auch bei *C. lyra* das ♂ allein seine Partnerin hochträgt[3], meint der Autor, daß die verlängerten Flossen des Männchens „especially in the hinder region" (2. Dorsal- und Analflosse) die Funktion hätten, erhöhte Arbeitsleistung, nämlich das Emportragen des Weibchens, zu erzielen. Das Hochschwimmen geschähe hauptsächlich durch Betätigung der Brustflossen, unterstützt von Schwanzflosse und den

[3] Holt berichtet einige Seiten später, daß ♀♀ ab und zu auch ohne ♂♂ allein zur Oberfläche stiegen, und meint darin den Drang der Tiere zum Ablaichen zu erblicken. Er folgert daraus die Möglichkeit einer aktiven Mithilfe des Weibchens bei der Hochzeitstour des Paares. Ich habe nie einen Fisch allein zur Oberfläche steigen sehen, außer bei Appetenz zur Flucht im Aquarium. Im engen (d. h. für die Fische engen!) Behälter versuchen die Tiere durch senkrechtes Hochschwimmen aus dem Wasser zu gelangen. Dabei nehmen sie ihren „Schwanz" kräftig zu Hilfe, wodurch sie in kleinen Sprüngen aus dem Wasser schnellen. Dies ist der einzige Fall, wo ich den Gebrauch des Schwanzschlages sah.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

verlängerten Teilen der 2. Rücken- und der Analflosse. Die erste Rückenflosse „is evidently for show and not for use; it is kept out of the way, flat on the back".

Ich habe bei *Callionymus festivus* nur die Pektoralflossen während der Hochzeitstour in Tätigkeit gesehen. Rückenflossen und Schwanzflosse des Männchens waren stets zusammengelegt. Ich kann mir eine wirkliche Hilfe dieser Flossen auch bei *C. lyra* nicht gut vorstellen. Laut Abbildung von Holt (p. 290) bilden die vorderen Teile der Analflossen einen Trichter; der Hinterleib des Männchens ist S-förmig gegen den Körper des Weibchens gekrümmt. Diese Lage wird beibehalten, solange die Tiere hochsteigen. Wie die Flossen da tätig sein können, ist etwas schwierig einzusehen. Holt selbst schreibt (p. 291): ... the male ... is much hampered by the impossibility of using the tail ..." Weiters ist zu bedenken, daß beim Imponieren alle Flossen gespreizt und gezeigt werden. Es ist nicht einzusehen, weshalb nun gerade eine Flosse als der Schauapparat angesprochen wird, der jetzt als funktionslos zusammengeklappt wird. Bei *C. festivus* käme das Männchen in Schwierigkeiten, da gerade der Teil der Rückenflosse als Schauapparat anzusprechen wäre, der bei dem Hochschwimmen in Funktion treten sollte. Da hier aber Rücken und Schwanzflosse ohne Bewegung zusammengefaltet getragen werden, kann ich ihnen die von Cunningham zugemutete Funktion nicht zusprechen.

Das Auseinanderschießen der Partner nach dem Laichakt zum Boden hin dürfte kaum den Sinn haben, die Eier durch die turbulente Bewegung im Milieu zu verteilen; dies besorgt zweifellos deren leichtes spezifisches Gewicht und die Wasserbewegung. Ich möchte dieses Verhalten eher dahin deuten, daß man eine Flucht zum Boden darin sehen könnte. Der Boden ist der natürliche Aufenthaltsort der Fische, in dem sie sich bei Gefahr eingraben können. Der Aufenthalt im freien Wasser bedeutet unter Umständen eine erhöhte Gefahr für diese Tiere. (Ein ähnliches Verhalten zeigen auch Vertreter der Labyrinthfische, die Gurami, welche sich von der Wasseroberfläche Luft holen und deren Verhalten O. Koenig 1947 in einer kleinen Studie sehr zutreffend interpretierte.)

Das Verhalten von *C. festivus* läßt weiters die Seitenwahl bei der Paarbildung in geändertem Licht erscheinen. Holt bemerkte, daß die ♀♀ von *C. lyra* abwechselnd bzw. ohne genaue Regel, einmal auf die linke, dann wieder auf die rechte Seite der Männchen schwammen, um dann von diesen hochgetragen zu werden. Holt gab nun der Vermutung Raum, daß die ♀♀ die Seite viel-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

leicht deshalb wechseln, um unter dem leichten Druck der Paarungsstellung die Ovarien abwechselnd zu entleeren.

Bei *C. festivus* zeigt es sich jedoch, daß die ♂♂ die Weibchen aufsuchen und damit die Seite bestimmen, an der das ♀ zu liegen kommt. Da das ♂ kaum „wissen" kann, welches Ovar im Augenblick das Weibchen „drückt", muß man wohl von dieser anerkennenswerten Idee Holts Abstand nehmen.

Ehe das Verhalten der Gleichgeschlechtigen zueinander erörtert werden soll, verdient ein Umstand noch Erwähnung, den genau zu beobachten ich während des gezeigten Laichaktes im Aquarium leider versäumte und dessen Beobachtung unter Wasser unmöglich war. *Callionymus* besitzt an der Schädelseite je einen beweglichen Dorn, welcher nach rückwärts gerichtet ist und an der dem Körper zugewandten Seite kräftige Zähnchen trägt. Es wäre nun leicht möglich, daß diese Dornen beim Laichakt abgespreizt und mit den Zähnchen ineinander verschränkt werden. Sie hätten dann außer der Abwehr bei Angriff die weitere Funktion, die Tiere während des Hochsteigens an den Köpfen zusammenzuhalten und ein Auseinandergleiten zu verhindern.

Das Verhalten gegen das gleiche Geschlecht.

Zwei sich begegnende ♀♀ verhielten sich in allen beobachteten Fällen neutral; höchstens, daß eines der Tiere kurz das Rückensegel raffte. Niemals sah ich ♀♀ miteinander kämpfen. Dies soll aber nicht bedeuten, daß ich eine solche Möglichkeit in Abrede stelle. Ich sah etliche ♂♂ während der Fortpflanzungszeit sich begegnen, ohne irgendwelche Notiz voneinander zu nehmen, und hätte für sie gleiches angegeben wie für die ♀♀. Ein einziger Zufall führte mir jedoch tatsächlich ein Kampfverhalten der ♂♂ vor Augen:

Die zwei sich begegnenden ♂♂ stellten in einer Entfernung von etwa 30 cm ihre Körper parallel zueinander. In den folgenden 15 Minuten drehten die beiden ♂♂ in kurzen Abständen ruckartig einander die Köpfe zu. Das Auffälligste war der steil aufgerichtete Vorderteil der Fische, welche sich mit Hilfe der Bauchflossen möglichst hoch vom Boden abstemmten. Teleologisch betrachtet mag dies als Konturvergrößerung angesehen werden. Interessant war dabei zu sehen, daß das übliche Flossenspreizen weit in den Hintergrund trat und fast nie ausgeführt wurde. Die beiden „Hähne" drohten einander mit ständig geöffnetem Maul, welches durch seine gelbe Umrandung besonders auffällig unterstrichen wird.

Nach dieser Einleitungsphase rückte das eine Männchen, offenbar der aggressive Teil, ganz nahe an den Gegner heran.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Beide Tiere lagen sich nunmehr in einer Entfernung von 3 bis 4 cm gegenüber. Die Körper nahmen dabei einen fast rechten Winkel ein, da das aggressive ♂ beim Näherrücken direkten Kurs auf den Gegner nahm (Abb. 4). Dieser drehte den Körper um seine eigene Achse etwas vom Angreifer weg, so daß er diesem seine volle Breitseite mit dem leuchtend satten Farbmuster bot. Nur ganz selten (zweimal während einer halbstündigen Beobachtungszeit) spreizte der Angerempelte ganz kurz (etwa $^1/_2$ Sekunde) die Flossen.

Der Kampf war rein zeremoniell und eher ein Scheinkampf zu nennen. Er bestand darin, daß der Angreifer ganz kurze, ruckartige Vorstöße unternahm, welche mit einem ebenso kurzen Wegrücken des Gegners beantwortet wurden. So ergab dieses Verhalten in der Summe ein langsames Abdrängen des einen Männchens, obwohl sich die Körper nie berührten und auch niemals ein Biß ausgeteilt wurde.

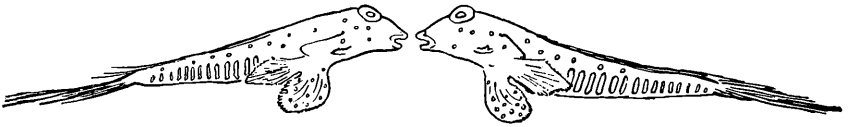


Abb. 4. Der Kampf der Männchen von *C. festivus* besteht lediglich aus Scheinangriffen, die in Form von kurzen Vorstößen gegen den Gegner vorgetragen werden. Dieser antwortet mit ebenso kurzem Wegrücken. Die Flossen werden fast nie gespreizt; dafür sitzen die Tiere einander hochaufgerichtet gegenüber. Die Bauchflossen stemmen den Körper vom Boden ab, die gelben Lippen sind vorgeschoben, das Maul ist geöffnet, und die Augen werden gerollt.

Ob der Kampf bei allen *Callionymus* ♂♂ auf dieses bloße Verdrängen beschränkt bleibt, kann ich nicht sagen, da ich nur dieses eine Paar beim Kampf zu beobachten Gelegenheit hatte. Leider konnte ich auch nicht das Ende dieser Auseinandersetzung abwarten und bin daher außerstande, Aufklärung darüber zu geben, ob nicht doch noch ein Beißen oder eine regelrechte Flucht stattgefunden hat. Die vorliegende Beobachtung wurde eine $^3/_4$ Stunde lang durchgeführt und mußte schließlich wegen zu starker Abkühlung des Körpers abgebrochen werden. Immerhin zeigten die Fische in dieser recht beträchtlichen Zeitspanne stets das gleiche oben beschriebene Verhalten, welches somit die Regel darstellen dürfte.

Interessant ist in dieser Richtung eine Mitteilung S. Müllenggers (1913), der von heftigen Kämpfen bei *C. lyra* im Aqua-

rium berichtet. Die Fische sollen sich dabei das Flossenwerk arg beschädigen.

Nun ist aber zu bedenken, daß das aggressive Verhalten in beengten Raumverhältnissen vielfach unglaublich zunehmen kann. Ich selbst konnte dies bei Blenniiden feststellen, die in völliger Eintracht dicht nebeneinander siedelten; dieselben Tiere jedoch waren in Gefangenschaft wegen ihrer Aggressivität kaum miteinander zu halten.

Weiters verweise ich auf die Mitteilung Holts, der während der monatelangen Haltung von *C. lyra* niemals einen richtigen Kampf beobachten konnte und dies besonders vermerkt. Der Kampf seiner *C.-lyra*-Männchen bestand ebenfalls lediglich aus Vorstößen, wobei mit dem Maul gegen die Rückenflosse des Gegners gezielt, dieser jedoch niemals verletzt wurde.

Zur Biologie von Tripterygion tripteronotus Risso.

Allgemeines.

Im Vergleich zu anderen Fischen des Mittelländischen Meeres sind die Berichte über *Tripterygion tripteronotus* Risso als recht spärlich zu bezeichnen. Seit Risso 1810 den Fisch, der ihm als konserviertes Exemplar vorlag, als *Blennius tripteronotus* beschrieben hatte, finden wir kurze Notizen verschiedener Autoren, welche ihn als *Tripterygion nasus* bezeichnen (insbesondere Risso selbst, ferner Cuvier und Valenciennes, 1826). Cocco (1829) nannte ihn *T. melanocephalum,* Guichenot (1850), der in Algier Fische mit dunklem Fleck an der Schwanzwurzel fand, nannte das Tier daraufhin *T. melanurus.*

Risso berichtet 1810, daß die Fische im April zwischen *Zostera* laichen. Canestrini (1862) gibt an, daß die Tiere am Felsen und zwischen Algen in Küstennähe leben. Graeffe (1888) bemerkte bereits, daß die Männchen dieses Fisches seltener sind als die Weibchen und gibt als Laichzeit April und Mai an. Lo Bianco (1909) verlegt diese für die Gegend von Neapel in die Zeit von Mai bis Juni. Er beschreibt den Bau des abgelaichten Eies und einige postlarvale Stadien. Roule et Angel (1930) beschreiben Jungfische von 7 bis 16 mm Länge, die am 26. Juli 1895 im Oberflächenwasser des Hafens von Horta mit Hilfe von Lampenlicht gefangen worden waren. Daß die Jungfische im Oberflächenplankton zu finden sind, hat jedoch schon Graeffe 1888 festgestellt. Umfassendere Berichte über *Tripterygion* lie-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ferten Eggert (1931) und Goëau-Brissonniere (1951). Auf diese beiden Arbeiten wird im folgenden immer wieder zurückgegriffen werden. Obwohl Eggert sich hauptsächlichst dem Vergleich der Geschlechtsorgane bei den *Gobiiformes* und *Blenniiformes* widmete, verdanken wir diesem exakten Forscher eine Menge von Detailangaben und Beobachtungen auch bezüglich dieses Fisches, welche überdies erfreulich kritisch beurteilt und beleuchtet werden. Leider dürfte diese Arbeit Goëau-Brissonniere nicht zur Kenntnis gelangt sein, wodurch wir in dessen Arbeit eine interessante Auseinandersetzung mit den Gedanken und Befunden Eggerts vermissen, andererseits Wiederholungen finden (z. B. Angaben über Größe, Ernährung und Farbe).

Eggert schließt nach seinen Beobachtungen auf der Insel Krk in Dalmatien, wo er *Tripterygion* zwischen Algen der Mole und auf bewachsenen Steinen fing, daß die Lebensweise der Fische dieselbe sei, wie die des *Cristiceps argentatus,* welche Guitel 1893 beschreibt. Eggert traf Ende Mai nur Männchen im Hochzeitskleid und Weibchen, die alle laichreif waren, und stellt daher die Angabe von Risso betreffs der Laichzeit in Zweifel. Eiablage und Brutpflege konnten nicht beobachtet werden. Darmuntersuchungen zeigten, daß sich *T. tripteronotus* von kleinen Crustaceen, Polychaeten u. dgl. nährt.

Goëau-Brissonniere gibt einen allgemeinen Bericht über die von ihm in Algier beobachteten Tiere, wobei besonders die Morphologie und Färbung des Fisches Berücksichtigung finden. Die Angaben über Größe, geographische Verbreitung u. dgl. stützen sich auf die Berichte älterer Autoren[4].

Interessant sind die Angaben Brissonnieres bezüglich des Vorkommens und der Gewohnheiten des Fisches. Auch darauf werde ich wiederholt zu sprechen kommen.

Beobachtungsorte.

Meine Bekanntschaft mit *T. tripteronotus* geht auf das Jahr 1949 zurück, wo ich Jungtiere in Küstennähe von Banyuls sur mer mit Hilfe der Tauchmaske beobachten und fangen konnte. Denselben Fisch fand ich in den folgenden Jahren im Golf von Neapel, in Rovinj an der istrianischen Küste und auf der dalmatinischen Insel Lopud. Die Besuche dieser angegebenen Orte fanden in den Monaten Mai bis Oktober statt.

[4] Diese Arbeiten werden in dem Literaturverzeichnis, soweit ich selbst keinen Einblick in sie nehmen konnte, mit einem * versehen.

Vorkommen.

Tripterygion wird überall als recht selten beschrieben. Brissonniere führt die geringe gefundene Individuenzahl auf die Besonderheit des Wohnplatzes zurück und auf die Tatsache, daß die Fische bei Annäherung rasch in Spalten und Algen verschwinden. Dasselbe beschreibt auch Eggert. Mit Hilfe der Tauchmaske läßt sich jedoch leicht feststellen, daß *T. tripteronotus*, wenn überhaupt vorhanden, sehr zahlreich vertreten ist, namentlich, wenn man in Spalten und Höhlen taucht. Brissonniere bemerkt völlig zu Recht, daß diese Tiere wenig beleuchtete Gebiete bevorzugen. Er beobachtete die Fische am Fuß von Felsen und zwischen den Blöcken am Grund. Eggert fand sie besonders häufig in den Algen der Mole von Krk. Es steht somit fest, daß die Tiere auf Hartboden beschränkt sind (wie schon Canestrini 1862 angibt). An der Bevorzugung dunkler Biotope könnte man jedoch nach den verschiedenen Angaben zweifeln.

Vergleicht man jedoch immer wieder große Gebiete und stellt die Verteilung von *T. tripteronotus* darin fest, so ergibt sich eindeutig, daß schattige Plätze bevorzugt werden. Ich möchte fast sagen, daß die Appetenz, lichtschwache Örtlichkeiten aufzusuchen, besonders bei den ♂♂ stark ausgebildet ist. Als Regel gilt dies für männliche Jungtiere, die als rote Striche in Höhlen, Grotten, an Überhängen oder nordexponierten, senkrechten Wänden umherhuschen. Allenfalls sind sie noch im Lichtschutz größerer Steine anzutreffen; an lichtdurchfluteten Stellen sucht man sie vergebens. Relativ häufig sind dort die ♀♀, juvenil und adult, zu sehen (selbstverständlich sind sie auch an den dunklen Plätzen zu finden). Hingegen sind die adulten ♂♂, die sich auch außerhalb der Fortpflanzungszeit durch den rötlichen Anflug der Flossen von den ♀♀ gut unterscheiden und dadurch beim Tauchen als solche erkannt werden können, viel seltener in der Sonne zu finden.

Das Verschwinden in Spalten usw. bei Verfolgung, wie es Eggert und Brissonniere erwähnen, bedarf insoweit einer Klarstellung, daß diese Substratkonfigurationen niemals als direkte Schlupfwinkel dienen. *Tripterygion* flüchtet nie in so enge Löcher oder Spalten, daß sein Körper dadurch geborgen wäre, wie dies viele Blenniiden zeigen. Wohl weichen die Tiere an die überhängende Unterseite von Felsen usw. aus, suchen jedoch bei weiterer Verfolgung keine Löcher von Bohrmuscheln, Ritzen u. dgl. auf, sondern flüchten einfach durch bis meterweite Sprünge.

Brissonniere erwähnt interessanterweise, daß die von ihm beobachteten Fische eine gewisse Vorliebe für rotbraune Algen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(z. B. *Peyssonnelia*) zeigten. Ich hatte bei den Jungtieren in Banyuls einen ähnlichen Eindruck. Dort traf ich diese stets in unmittelbarer Nähe eines grellroten Schwammes, welcher dem Felsen flächig aufgewachsen war. Die Gleichheit der Farbe mit der der Fische war nicht zu übersehen. Ich mußte jedoch meine Meinung, daß die Fische eine ihnen gleichgefärbte Umgebung aufsuchen, in den folgenden Jahren revidieren. Da pflanzliche und tierische Organismen in der Dunkelheit häufig zu Rotfärbung tendieren, handelt es sich hier wahrscheinlich um ein gelegentliches Zusammentreffen.

Weiters ließ sich feststellen, daß *Tripterygion* sowohl den hohen Algenbewuchs meidet als auch auf völlig kahlem Felssubstrat nicht vorkommt. Möglicherweise ist der Grund für die erstere Erscheinung in der Art der Fortbewegung der Tiere zu suchen, die Brissonniere trefflich beschreibt, und der hoher Aufwuchs offenbar hinderlich ist. Deshalb möchte ich auch der Vermutung Eggerts, daß *T. tripteronotus* genau so wie *Cristiceps* (der zweite Vertreter der Familie der *Clinidae*) lebt, nicht zustimmen. *Cristiceps* schwimmt oder springt normalerweise fast gar nicht. Seine Bauchflossenstrahlen dienen nicht dem Abstoß, sondern üben die Funktion von Schreitbeinen aus. Tatsächlich marschiert dieser Fisch mit Hilfe der alternierend vorgebrachten Bauchflossen über das Substrat, wobei der Körper seitlich schlängelt. Dieser merkwürdig erscheinende Bewegungsmodus ist dem Hindurchschlängeln in dichten Algenbüscheln hervorragend angepaßt, und tatsächlich findet man *Cristiceps* stets im Cystosirenaufwuchs, durch dessen reich verzweigtes Maschennetz er sich langsam hindurchwindet.

Die Ursache des Fehlens auf völlig nacktem Fels könnte man vielleicht auf den Mangel spezifischer Nahrung zurückführen. Zwar ließe sich einwenden, daß auch *Blennius* auf kahlem Gestein häufig lebt, doch frißt dieser nahezu alles und ist imstande, von großen Nahrungsbrocken herunterzureißen. Dies kann *Tripterygion* nicht. An Tieren, die ich lange im Aquarium hielt, ließ sich zeigen, daß sie sehr wohl qualitativ verschiedenes Futter annehmen, doch darf dies eine gewisse Größe nicht überschreiten. Schon das kleine, pipettenartig spitz ausgezogene Maul deutet auf die geringe Korngröße der Nahrung hin, und die Darmuntersuchungen Eggerts und Brissonnieres haben dies bestätigt. Möglicherweise ist diese Kleintierwelt auf Fels ohne Bewuchs nicht ausreichend vorhanden.

Tripterygion weicht in seinem Verhalten von den Blenniiden auch darin ab, daß er sich über Nacht nicht wie diese versteckt.

Er bleibt einfach an Ort und Stelle sitzen, ohne einen Schlupfwinkel aufzusuchen. So konnte ich, in der Nacht mit einer Unterwasserlampe tauchend, nur immer Tripterygien sehen, während von den Blenniiden nichts zu bemerken war, die tagsüber die Felsen bevölkerten. Dasselbe Verhalten zeigen auch die Tiere, die ich im Aquarium halte.

An dieser Stelle möchte ich noch die Angabe über die geringe Wassertiefe, in der sich der Fisch aufhalten soll, berichtigen. Meist wird in der Literatur eine solche von 1 m vermerkt. Ich bin aber *Tripterygion* auch in 12 m Tiefe begegnet. Wo seine Tiefengrenze liegt, kann ich nicht sagen, da mir kein zweckentsprechendes Tauchgerät zur Verfügung stand.

Daß die ♂♂ während der Fortpflanzung territorial sind, während die ♀♀ vagabundieren, wird noch dargelegt werden. Über die Ortstreue außerhalb dieser Zeit kann ich keine Angaben machen, da diesbezügliche Untersuchungen noch ausstehen. Im Aquarium ist ihr Aktionsradius gering, und im Freien finden wir die Fische immer an gleichen Stellen; doch läßt sich noch nicht sagen, ob es sich tatsächlich um die gleichen Individuen handelt. Ich konnte Anfang Mai bei Rovinj ein ♂ bei einer längeren Wanderung verfolgen, welche sich in einer Tiefe von 4 m auf etwa 15 m erstreckte, bis ich das Tier aus den Augen verlor. Da der Fisch bereits volles Hochzeitskleid trug, nehme ich an, daß er auf der Suche nach einem geeigneten Laichplatz war.

Färbung.

Die genaueste Beschreibung des Farbunterschiedes der Geschlechter gibt Eggert und weist auf die zyklische Veränderung des Farbkleides hin. Seine in übersichtlicher Tabelle angeführten Merkmale beziehen sich jedoch anscheinend auf die Fortpflanzungszeit, und seine fünf Tripterygion-Männchen wurden Ende Mai gefangen. Auch die Farbabbildungen Brissonnieres stellen zwei ♂♂ im Hochzeitskleid dar. Allerdings bildet der Autor auch ein braungefärbtes Tier ab, welches nach seiner Auffassung ein junges Exemplar oder ein ♀ sein könnte. Die jungen ♂♂ weisen nach Brissonniere einen grauen Kopf mit dunklen Punkten auf.

Diese letzte Angabe deckt sich mit meinen Beobachtungen, doch möchte ich hinzusetzen, daß die jungen ♂♂ bereits auffallend rot gefärbt sind. Das Rot ist etwas stumpfer als das des Hochzeitskleides adulter ♂♂ und die weißlichen Striche am Rücken mehr oder weniger deutlich sichtbar, ebenso die Bänderung. Da-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

durch unterscheiden sich die jungen ♂♂ auch in der Farbe von *Blennius nigriceps,* mit dem sie das betont schattige Biotop teilen. Die Ähnlichkeit mit diesem Blenniiden an Größe, Bewegung, Kopfzeichnung und Körperfarbe ist verblüffend, zumindest, wenn man diese Tiere unter Wasser mit der Tauchbrille beobachtet.

Schon Eggert schreibt, daß die jungen und kleinen ♂♂ ein weniger intensives Farbkleid als die alten ♂♂ besitzen (p. 397); doch fiel seine Beobachtungszeit mit der Fortpflanzungszeit der Fische zusammen, wodurch ein genereller Vergleich der Färbung nicht möglich war.

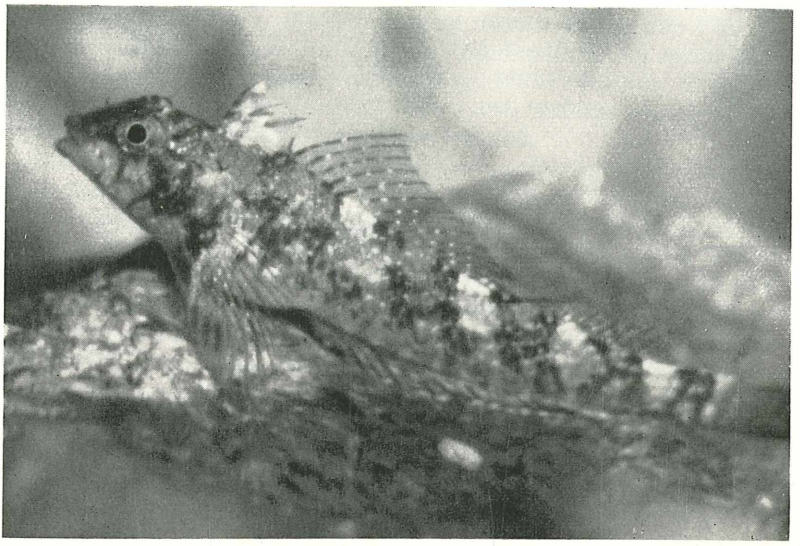
Die Farbe der Jungtiere verblaßt sehr stark, sobald sie gefangen werden, doch bleibt ein stark rötlicher Anflug unverkennbar bestehen. Der Verdacht, daß es sich hier vielleicht um eine andere Art handeln könnte, hat sich nicht bestätigt; ich sah die Tiere auch niemals balzen. Bei rein braun gefärbten Exemplaren, gleichgültig welcher Größe, handelt es sich meiner Beobachtung nach stets um ♀♀; bei ihnen finden wir bestenfalls den Saum der Afterflosse rot gefärbt. Diese Farbe wird auch während der Fortpflanzung nicht geändert. Die kleinsten männlichen Jungfische waren mit 18 mm Körperlänge ausgefärbt, ebenso die ♀♀. Dies braucht nicht zu verwundern; ich konnte dasselbe auch bei allen mir zugänglichen Blenniiden feststellen.

Die Angaben von Eggert und Brissonniere bezüglich der Männchenfärbung verdienen insoweit eine Erweiterung, als nicht nur das Hochzeitskleid verschieden sein kann, sondern das Farbkleid der ♂♂ sehr auszublassen vermag. Brissonniere stellt ein rotes und orangefarbenes Männchen dar. Ich konnte ebenfalls diese beiden Spielarten sehen, doch dürfte die gelbe Variante viel seltener sein. Ich konnte bisher nur zwei Exemplare bei Rovinj fangen.

Die ♂♂ tragen während der Balz ein intensiv leuchtendes Rot am Körper zur Schau, welches dessen braune Bänderung kaum erkennen läßt. Der Kopf ist dabei tiefschwarz. Doch bereits während der langen Laichpausen am Nachmittag oder in der Nacht wird der Kopf dunkelbraun, und die Körperzeichnung tritt deutlich hervor. Dasselbe sehen wir nach der Laichperiode, wo das Männchen das Gelege bewacht, und schließlich blaßt das Tier immer mehr aus und ist zuletzt dem Weibchen zum Verwechseln ähnlich. Ich habe ♂♂ während des Laichens gefangen und das rasche Verblassen der Tiere in wenigen Minuten mittels Farbphotographie festhalten können. Es gelang mir nie, ein richtiges Balzkleid zu photographieren, wie es die Unterwasserkamera reproduzierte, mit der ich das Laichverhalten filmen konnte. Nach nunmehriger monate-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

E. F. Abel: Freilandbeobachtungen an *Callionymus festivus* Pall. und *Tripterygion tripteronotus* Risso.



a

b

Abb. 5. a Weibchen von *T. tripteronotus* R. Man sieht deutlich die 5 breiten Längsstreifen. Der erste Streifen ist ausgeblaßt, der Endstreifen tritt stark hervor. b Männchen, während der Balz gefangen. Der Kopf ist noch dunkel, aber die Bänder treten kräftig hervor. Zu beachten sind die hier besonders dunkeln Begrenzungsstreifen der 5 Bänder. Gut zu sehen das V-förmige Endband (der sogenannte „Schwanzstielfleck"), der stark ausblassen kann.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

langer Haltung im Aquarium unterscheiden sich die ♂♂ von den ♀♀ nur mehr durch den etwas stärkeren Rotanflug an den Flossen. (Dasselbe ließ sich auch im Freiland beobachten, ist also keine unnatürliche Veränderung.) Allerdings tritt oft bei Erregung (Füttern) sofort eine starke Rotfärbung auf, welche jedoch an das Hochzeitskleid in keiner Weise herankommt.

Diesem Änderungsvermögen ist es auch zuzuschreiben, daß die Angaben über Streifen, Flecke usw. auseinandergehen. Die Form der Bänder beschreibt Eggert sehr gut, Brissonniere gibt sie mit 8 an der Zahl an. Ich kann bei allen meinen Tieren, gleichgültig ob von Neapel oder Rovinj, nur 5 feststellen (Abb. 5 a). Obwohl Brissonniere 8 angibt, sind auf seiner Abbildung die 5 dunklen breiten Bänder recht gut zu sehen. (Schon der Erstbeschreiber Risso spricht 1810 von 5 dunkelroten Bändern!) Diese Diskrepanz hat ihre Ursache wohl darin, daß diese breiten Bänder stark ausblassen können und dann nur noch die vordere und rückwärtige Begrenzung des jeweiligen Bandes als dunkle Streifen ins Auge springen (Abb. 5 b). (Hinzuzufügen wäre noch, daß in der Regel zwischen den breiten Bändern am Rücken ein heller, weißgelber Fleck liegt.) Wenn wir nur diese Streifen betrachten, so müßten wir 10 zählen. Es verschwindet aber manchmal das erste oder auch das letzte Band an der Schwanzwurzel fast völlig, wodurch dann nur mehr 8 Streifen deutlich zu sehen sind. Eben dieses letzte Band ist es auch, welches bei den adulten Weibchen (und auch Jungtieren) nicht nur stets gut sichtbar, sondern meist besonders dunkel gefärbt ist: der oft zitierte, sogenannte „Schwanzstielfleck". Dieser „Fleck" war für Guichenot (1850) Anlaß, eine neue Art, *T. melanurus*, anzunehmen. Brissonniere stellt fest, daß die Abbildung Guichenots (Pl. 4, fig. 4) einfach ein Jungfisch des normalen *T. tripteronotus* sei, dem ein solcher Fleck charakteristisch wäre. Bei Durchsicht der Literatur finde ich jedoch bereits 1883 eine Berichtigung des Irrtums von Guichenot durch Steindachner u. Kolombatovic. Die genannten Autoren stellen nicht nur fest, daß *T. melanurus* Guich einfach *Tripterygium nasus* (= *T. tripteronotus*) ist, sondern bemerken richtig, daß der sogenannte „Fleck" nichts anderes als die V-förmige Endbinde ist.

Fadenförmige Verlängerung des ersten Flossenstrahles der zweiten Rückenflosse adulter ♂♂ kommt nach Brissonniere in der Regel vor. Eggert fand dies nur bei einem von 5 gefangenen ♂♂ bestätigt. Kritisch diskutiert er die Abbildungen von Cuvier u. Valencienne, die ebenfalls ein Männchen mit fadenförmig ausgezogener Rückenflosse darstellten. Dagegen ver-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

missen wir dieses Merkmal bei Canestrini sowohl im Text als auch in der Abbildung. Eggert stellt nun die Frage, ob die fadenartige Verlängerung nur bei besonders großen, alten ♂♂ auftritt, oder ob sie bloß während einer kurzen Periode der Brunstzeit vorhanden ist und dann wieder rückgebildet wird. Ich kann diese Frage zumindest in der einen Richtung beantworten, daß nämlich diese Erscheinung nicht allgemein an die Brunstzeit gebunden ist. Von 10 während des Laichens gefangenen ♂♂ im Golf von Neapel wurde kein einziges mit verlängerter Rückenflosse angetroffen und auch keines unter Wasser gesichtet. Ebenso hatten die beim Gelege beobachteten Tiere an der istrianischen und dalmatinischen Küste dieses Merkmal nicht aufzuweisen. Die von mir gemessenen männlichen Tiere hatten eine Länge von 54 bis 56 mm, bei einigen waren die Flossenstrahlen des zweiten Rückenflossenfeldes etwas verlängert. Das einzige Exemplar mit fadenförmiger Verlängerung, welches ich Anfang Mai bei Rovinj fing, hatte eine Länge von 56 mm. Daß das Fehlen des Flossenfadens auf mechanische Abnützung oder Schädigung zurückzuführen sei, möchte ich nicht annehmen, da der gesamte Vorderteil der zweiten Rückenflosse in den beschriebenen Fällen die charakteristische, stark ausgeprägte Verlängerungstendenz vermissen ließ.

Die Fortpflanzung von *Tripterygion tripteronotus* Risso.

A. Laichperiode und Laichplatz.

Die Angabe Rissos (1810), daß *Tripterygion* im April zwischen *Zostera* ablaicht, kann ich nicht wiederholen. Die Zeitangabe ist bereits von Eggert angezweifelt worden. Er stellte die volle Laichbereitschaft beider Geschlechter Ende Mai fest. Auch Brissonniere gibt den Monat Mai als Zeit der Eireife an.

Mitte Mai habe ich selbst in Rovinj ♂♂ in vollem Hochzeitskleid gesehen. Anfang Juni traf ich im Golf von Neapel die Tiere bereits bei der Fortpflanzung an, die sie bis zum Ende meiner Beobachtungszeit (Anfang Juli) fortsetzten. Ende Juli fand ich bei Dubrovnik (Dalmatien) vereinzelt ♂♂ bei der Wacht am Nest, ebenso ganz wenige am 10. August bei Rovinj. Ich nehme an, daß die Eiablage allgemein in der zweiten Maihälfte beginnt und während des Juni und Juli andauert. Beginn und Ende dürfte mit der Wetterlage schwanken. Als Hauptsaison der Fortpflanzung sehe ich den Juni an.

Der Ort der Eiablage (im folgenden auch als „Laichplatz“ bezeichnet) wird von den ♂♂ anscheinend sorgfältig ausgewählt. In allen beobachteten Fällen, rund zwanzig an der Zahl, handelt es sich um Felssubstrat, das mit zarten, niedrigen Algen dünn bewachsen ist. Niemals habe ich die Fische in Zosterawiesen angetroffen oder laichen gesehen, ebenso nicht in Cystosiren (im Gegensatz zu *Cristiceps*); bestenfalls konnte ich *Tripterygion* auf handtellergroßen, freien Flächen zwischen *Cystosira*-Aufwuchs laichen sehen. Das Felssubstrat darf außerdem nicht zu stark gegliedert sein, sondern soll möglichst glatte Oberflächenbeschaffenheit aufweisen. Diese Notwendigkeit versteht sich aus der Art der Fortpflanzung, wie noch dargelegt werden wird.

Weiters ist zu bemerken, daß niemals kleinere Steine als Nistplatz gewählt werden. Das Minimum liegt bei Steinen, die unter Wasser vom Menschen einigermaßen bewegt werden können (40 bis 50 cm Durchmesser).

Auffallend ist ferner, daß

1. als Laichplatz stets eine senkrechte oder überhängende Fläche gewählt wird,
2. diese meist im Schatten liegt,
3. der Laichplatz vor dem Wellenschlag geschützt, d. h. im „Wellenschatten“ liegt.

Sämtliche in der untersuchten Bucht beobachteten Nistplätze waren an der östlichen bzw. südöstlichen Begrenzungsfläche der Felsen gelegen; da die Bucht nach Westen zu offen liegt, bedeutet dies einen „Wellenschatten“, da die Brandung aus entgegengesetzter Richtung anschlägt. Die ihr zugekehrten Flächen waren in wenigen Fällen gewählt worden; doch waren hier unmittelbar davor große Blöcke usw. gelagert, die als Wellenbrecher dienten.

Da ich auch Tiere in 6 m Tiefe laichend fand, glaube ich nicht, daß die Fortpflanzung auf Orte geringer Wassertiefe beschränkt ist.

B. Das Verhalten des Männchens während der Fortpflanzungszeit.

Die meisten ♂♂ wurden 10—100 cm unter der Wasseroberfläche angetroffen, meist auf glatten, schwach bewachsenen Steinen. Die Tiere sind leuchtend rot gefärbt, Kopf und Bauchflossen sind tiefschwarz. Die Fische verharren am ausgewählten Platz, sind also territorial geworden. (Um bei Ähnlichkeit der Steine keine Verwechslung aufkommen zu lassen, wurden diese mit bunten Fettstiften markiert und täglich mehrmals kontrolliert.) Die Ent-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

fernung der nächstgelegenen Nester beträgt 2—3 m und darüber, in einem einzigen Falle liegen die Laichplätze 1,5 m auseinander.

Die ♂♂ sind sehr „aufgeregt" und umkreisen dauernd mit für den Fisch so charakteristischen kurzen Zick-Zack-Sprüngen den Laichplatz. Gewöhnlich bewegen sie sich nur im 20—30-cm-Umkreis von ihrem Nest. Die weiteste Entfernung beträgt 1 m.

Dies geschieht:

1. Sobald ein fremder Fisch vertrieben wird.
2. Bei Anlockung der ♀♀.

ad 1. Angriff und Flucht.

Die Verteidigung seines Territoriums auf 1 m Entfernung wird kompromißlos durchgeführt. So sah ich ♂♂ große Brassen, ja selbst einen Schriftbarsch angehen und in die Flucht schlagen. Der Fisch verläßt dabei das Substrat und schwimmt im freien Wasser, nach Blenniidenart in kurzen Sprüngen vorwärtsschnellend, wobei die hintere Körperhälfte herabhängt. Das Losschnellen gegen den Feind in dessen Nähe erfolgt meist blitzschnell, so daß man kaum der Bewegung folgen kann. Niemals sah ich jedoch ein richtiges Zubeißen, stets führte der vehemente Vorstoß allein zum „gewünschten" Erfolg. Selbst als ich mit einem gefangenen ♂ zu einem territorialen ♂ hinabtauchte und ihm seinen gefangenen Rivalen in einem Glas, das ich in Händen hielt, vorsetzte, ging es sofort zum Angriff über, ließ sich also durch den Taucher keineswegs beirren.

Die Fluchtdistanz sinkt am Nestplatz ganz beträchtlich herab. Bei normalen Tieren (nicht in Fortpflanzungsstimmung) beträgt sie für den Taucher mit ausgestreckter Hand etwa 30 cm. Am Nest jedoch 15 cm. Auch der Fluchtweg ist im Falle des Verjagens meist nur auf wenige Zentimeter beschränkt. Es gelang mir wiederholt, Steine, auf denen Tiere gerade laichten, anzuheben und ein Stück wegzutragen, wobei die Fische zwar das Ablaichen unterbrachen, aber ruhig am Ort verblieben. Es war nur mit allergrößter Mühe möglich, das ♂ bis auf 1 m Entfernung vom Gelege zu vertreiben.

ad 2. Anlocken der ♀♀.

Ein Anlocken der ♀♀ ist in der Regel überflüssig, da ständig eine große Anzahl laichbereiter ♀♀ in nächster Umgebung des Laichplatzes warten. Ist dies nicht der Fall, so beginnt das ♂ ein richtiges „Propagandaschwimmen", welches das Vorhandensein eines Laichplatzes mit dazugehörigem ♂ auf größere Entfernung anzeigt. Zu diesem Zweck verläßt es die senkrechte Wandfläche

und zieht in kurzen Sprüngen in der nächsten Umgebung dahin. Bleibt dies ohne Erfolg, so wird der Aktionsradius sichtlich immer weiter vergrößert. Als weiteste Entfernung wurde 1 m gemessen. Während des Schwimmens flattern die steilgestellten Flossen, und der leuchtend rote Körper mit schwarzem Kopf stellt zweifellos ein weithin sichtbares Signal dar. Nicht genug damit, zeigt bei diesem Anlocken das ♂ eine sonst nicht übliche Schwimmbewegung: es verläßt das Substrat und schwimmt frei im Wasser empor, ähnlich wie es bei Angriff gegen Eindringlinge oder bei Zurücklegung langer Strecken (siehe Orientierungsversuche) zu schwimmen pflegt. Teleologisch betrachtet ermöglicht dieses Freischwimmen dem Tier, auch in gegliederter und daher unübersichtlicher Umgebung bemerkt zu werden. Aus welcher maximalen Entfernung die ♀♀ tatsächlich ein ♂ im Prachtkleid sehen, kann ich nicht sagen. Zuverlässig reagieren sie aus 1 m Entfernung.

Das ♂ begibt sich aber nur auf kurze Zeit vom Nest fort, zu dem es immer wieder rasch zurückkehrt. Es verläßt dieses auch in der Nacht nicht, während der es ausgeblaßt mit dem Kopf nach unten über dem Gelege sitzt. Auch starker Wellengang vermag es von dort nicht zu vertreiben. Ich beobachtete ein ♂ in der Brandung bei schwerem Sturm, wo es, eng angeschmiegt am Substrat, 2 Tage und Nächte beim Gelege verharrte. Die Wasserbewegung war so stark, daß ich im nur knietiefen Wasser Mühe hatte, meinen Standort trotz Festklammerns zu behaupten, und der Fisch infolge der Wassertrübung kaum zu sehen war.

Wie lange die ♂♂ nach der Eiablage des letzten Weibchens noch am Nest verbleiben, kann ich nicht sagen, da nach 4 Wochen Aufenthalt die kontrollierten Plätze noch immer von ♀♀ besucht wurden.

C. Das Verhalten der Weibchen während der Fortpflanzungszeit.

Die ♀♀ vagabundieren am Felssubstrat und suchen aktiv den Laichplatz der ♂♂ auf. Um sicherzustellen, daß die ♀♀ nicht ein bestimmtes Nest oder Männchen bevorzugen, wurden laichende ♀♀ weggefangen, durch Beschneiden von Flossen markiert und wieder ausgesetzt. Die laufende Kontrolle laichender Tiere, bei der auch markierte ♀♀ schon eine Stunde nach ihrer Aussetzung wiedergetroffen wurden, zeigte eindeutig, daß keine bestimmte Wahl der Nester oder ♂♂ durch die ♀♀ getroffen wird. Normalerweise kämpfen ♀♀ untereinander nicht. Das Verjagen am Laichplatz wird im folgenden noch beschrieben. Dem Nest nähern sie sich in normalen, kurzen Etappen und schwimmen es an bzw.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

warten in 30—100 cm Entfernung auf die Räumung des Platzes durch die Vorgängerin. Bemerken muß ich noch, daß die Mehrzahl der ablaichenden ♀♀ eine Körperlänge von nur 3,7—4 cm hatten, also weit unter den Längenangaben von Guitel und Eggert blieben, welche diese mit 5,5 cm im Durchschnitt beziffern. Die Weibchen sind den ♂♂ zahlenmäßig überlegen.

D. Das Verhalten während der Fortpflanzung.

I. *Der Laichakt.*

a) Das Verhalten des Weibchens.

Das Weibchen schmiegt sich eng dem Untergrund an, wobei die Urogenitalpapille auffallend weit vorgestülpt ist. Dies verdient deshalb besondere Erwähnung, da Eggert bei *T. tripteronotus* den *Musculus bulbo-cavernosus* besonders stark ausgebildet fand (und hier wiederum bei den ♀♀ stärker als bei den ♂♂). Eggert deutet seine Funktion dahin, daß er dem schnellen Ausstoßen von Eiern und Samen dient und überdies eine leichte Versteifung der Urogenitalpapille bedingt.

Von einem raschen Eiabstoßen war nichts zu bemerken. Die Tiere heften mit Hilfe der vorgestülpten Papille etwas umständlich die Eier dem Substrat an, wobei sie leicht schlängelnde Körperbewegungen am Ort durchführen. Sodann rücken sie ein kleines Stück (etwa 5—10 mm) vorwärts, laichen ab, rücken weiter usf., bis sie eine Strecke von etwa 10 cm zurückgelegt haben. Dann kehren sie entweder um oder schlagen eine andere Richtung ein, um eine neue Reihe zu beginnen. Auf diese Weise wird der Laichplatz kreuz und quer mit Eiern belegt, wodurch sich das Gelege im Verlauf der weiteren Laichakte verdichtet.

b) Das Verhalten des Männchens.

Während das ♀ laicht, wird es vom ♂ dauernd umkreist, wobei die steil gerafften Flossen bei dessen kurzen Sprüngen lebhaft flattern. In kurzen Abständen schiebt sich das ♂, von rückwärts kommend, ganz eng neben das ♀. Manchmal hat es den Anschein, als würde das Männchen dieses leicht anschieben und so dessen ruckartiges Vorwärtsbewegen unterstützen bzw. stimulieren. (Eine interessante Parallele zu dem „Paarungsmarsch“ von *Lacerta viridis*, wo nach Kitzler das ♂ den Schwanz des ♀ mit dem Maule faßt und sich ziehen läßt. Bewegt sich nun das ♀ nicht, so schiebt das ♂ an.) Zur Befruchtung geht das ♂ auf enge Tuchfühlung mit dem ♀ und biegt seine Bauchseite gegen dessen Uro-

genitalpapille hin. Unter kurzem, sehr lebhaftem Körperwedeln stößt es den Samen aus und schnellt gleich darauf fort[5]; meist quer vor den Kopf des Weibchens, wobei es die Flossen spreizt. Manchmal sitzt es auch ruhig in geringer Entfernung hinter dem Weibchen und sieht diesem zu. Der Befruchtungsakt dauert meist weniger als eine Sekunde. Hier wäre die von Eggert ausgesprochene Funktion des *Musculus bulbo-cavernosus*, nämlich die des raschen Ausstoßens der Samenflüssigkeit, recht einleuchtend.

c) Beginn und Ende des Laichaktes.

Das Anlocken der ♀♀ durch das ♂ wurde bereits beschrieben. Nähert sich nun ein ♀ dem Nestplatz, so wird es insoweit dorthin vom ♂ geleitet, als dieses wiederholt das ♀ anschwimmt und dann gleich wieder zum Nest zurückkehrt. Ist das ♀ in eine Entfernung von ungefähr 20—30 cm an dieses herangesprungen, so wird es häufig vom ♂ attackiert. Ist keine ausgesprochene Laichbereitschaft beim ♀ vorhanden, so ergreift dieses beim raschen Vorstoß des ♂ die Flucht. Das Verhalten der Fische kommt somit einer Sicherstellung gleich, daß nur laichwillige ♀♀ das Nest besuchen. Bleibt die Flucht des Weibchens aus, d. h. ist die Appetenz nach Eiablage größer als die Furcht vor dem Scheinangriff des Männchens, so faßt dieses das ♀ als Partner auf. Ich möchte hier hervorheben, daß meiner Beobachtung nach zur Paarbildung bei diesen Fischen (und auch bei anderen, z. B. *Betta splendens*) von einer Notwendigkeit eines „furchtsamen" Weibchens, welches durch scheues Verhalten das Männchen stimuliert, nicht gesprochen werden kann. Ich habe sowohl beim Kampffisch als auch im vorliegenden Falle immer wieder beobachtet, daß vielfach die anschwimmenden Weibchen vor dem Angriff des Männchens flüchten; später jedoch, wie beschrieben, mit diesem ablaichen. Dadurch mag vielleicht der Anschein eines biologisch wirkungsvollen Reizes durch ein „geziertes" weibliches Verhalten erweckt werden; bei näherem Zusehen läßt sich jedoch diese vielleicht humanpsychologisch beeinflußte Deutung nicht aufrechterhalten. Als Beweis dienen alle die zahlreichen Fälle, in denen laichwillige Weibchen auf den ersten Anhieb, unbekümmert um das Angreifen der Männchen, den Laichplatz (bzw. den Platz unter dem Schaumnest) bezogen. Niemals stieß in solchen Fällen das Männchen zu; dies geschah nur bei zögerndem Verhalten der Weibchen; der Laichplatz wird mit einem Sprung vom ♀ belegt und die Fort-

[5] Die Filmaufnahmen zeigten eine gewisse krampfartige Starre, welche das Wegspringen unmittelbar begleitet und nur Bruchteile einer Sekunde anhält.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

pflanzung beginnt. Das Laichen eines Weibchens dauert etwa eine halbe Stunde und wird dadurch beendet, daß

1. das ♀ mit einem Sprunge das Nest verläßt,
2. das ♀ am Nest verbleibt, bis es vom ♂ verjagt wird, oder
3. ein neues Weibchen die Vorgängerin ablöst.

Der zuletzt geschilderte Fall ist der häufigste, da ringsumher meist mehrere laichwillige Weibchen warten, von denen rasch eines herbeieilt, sobald der Platz frei wird. Meist jedoch führt ein wartendes Weibchen einen „Kontrollversuch" durch, indem es einfach in die Nähe des laichenden Paares springt. Ist dessen weiblicher Teil nicht bereit, das Feld zu räumen, so begibt sich der Neuankömmling sofort wieder fort oder wird vom ♂, oft mit Unterstützung des ♀, verjagt. Ist das vorhandene ♀ jedoch bereits laichmüde, so räumt es das Feld, und das ♂ setzt die Fortpflanzung mit dem neuangekommenen ♀ fort.

II. Laichzeit.

Interessant ist die Beobachtung, daß mit dem Laichen am frühen Morgen bei der ersten Dämmerung begonnen, diese Tätigkeit zu Mittag jedoch eingestellt wird. Nach 13 Uhr fand ich in der Regel kein ♀ mehr am Nest. Ein einziges Mal wurde nachmittags um 16 Uhr ein Paar beim Laichen angetroffen. Ab Mittag sitzen die ♂♂, deren Farben stark verblaßt sind, ruhig beim Nest und halten Wache. Der Sonnenstand kann für diese Eigenart nicht verantwortlich gemacht werden, da die Tiere meist im ständigen Schatten laichen, dies überdies auch bei völlig bedecktem Himmel tun, und schließlich bei den nach Westen exponierten Laichplätzen eine Umkehr des geschilderten Phänomens eintreten müßte.

III. Stimulation durch Laichverhalten.

Bei Beobachtung eng aneinander grenzender Territorien zeigte sich das Merkwürdige, daß die wartenden ♀♀ offenbar nicht gleicherart auf die zur Verfügung stehenden Laichplätze ansprechen. Die zugehörigen ♂♂ weisen dabei gleiche Größe und Prachtfärbung auf und zeigen typisches Balzverhalten. Trotz heftiger Balz und „Propagandaschwimmens" gelang es dem einen Männchen nicht, eines der wartenden ♀♀ zum Anschwimmen seines Nestes zu bewegen. Alle ♀♀ warteten vielmehr auf die Gelegenheit, mit dem anderen Männchen abzulaichen, an dessen Nest ständig ein Weibchen mit der Eiablage beschäftigt war. Es muß diese Erscheinung wohl dahin gedeutet werden, daß das

charakteristische Verhalten während der Fortpflanzung die laichwilligen ♀♀ stimuliert, diesem Platz den Vorzug zu geben — d. h. der Anblick ablaichender Artgenossen bedeutet für die Tiere einen stärker wirksamen Reiz als ein balzendes Männchen allein. Die Reizsumme ist in ersterem Falle zweifellos die größere.

Versuche über die Bindung des Tripterygion-Männchens an seinen Nestplatz.

Nachdem die ♂♂ während der Fortpflanzungszeit nicht über 1 m Entfernung von ihrem Nestplatz vertrieben werden konnten, interessierte die Frage, wie stark die Bindung an diesen sein könnte, und wie eine räumliche und zeitliche Trennung beantwortet werden würde.

A. Die Orientierung zum Nestplatz nach räumlicher Trennung.

Die Trennung vom Laichplatz wurde einfach so durchgeführt, daß ♂♂ weggefangen, mit Urethan betäubt und durch Beschneiden der Flossen individuell markiert wurden. Nachdem auch der Laichfels mit farbigem Fettstift markiert worden war, wurden die gefangenen Tiere wieder ausgesetzt. Es galt nun festzustellen, ob und nach welcher Zeit der alte Platz von ihnen wieder eingenommen würde (Abb. 6). Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe sind in der folgenden Tabelle zu ersehen.

Tabelle 1.

Versuche über die Orientierung nach räumlicher Trennung. Nähere Erklärung im Text. (* Mit der Tauchbrille verfolgt).

Versuch Nr.	Entfernung v. Laichplatz	Am Laichplatz eingetroffen	Nach Minuten (+ 4′ E.-Pause)
1*	5 m	+	0,4
2*	15 m	+	10,0
3	20 m	+	240,0
4*	25 m	+	30,0
5	25 m	+	90,0

Aus dieser Aufstellung ist ersichtlich, daß alle Tiere ihr altes Territorium suchten und auch fanden. Das Schwanken der dazu benötigten Zeit bedarf einiger Erklärungen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die lange Zeitspanne im Versuch Nr. 3 ist aus den besonders schwierig gestellten Bedingungen zu verstehen. Bei diesem Versuch wurde ein Männchen gewählt, dessen Laichplatz sich auf einem 4 m hohen, isoliert stehenden Felsklotz in einem Spalt, 30 cm unter dem Wasserspiegel, befand. Der Fisch wurde in 20 m Entfernung in geringer Wassertiefe ausgesetzt. Zwischen ihm und seinem Territorium lagen mächtige, reich gegliederte Felsblöcke (Abb. 6), und es schien unmöglich, daß das Tier über diese Hindernisse hinweg seinen alten Platz wiederfinden könnte. Entgegen

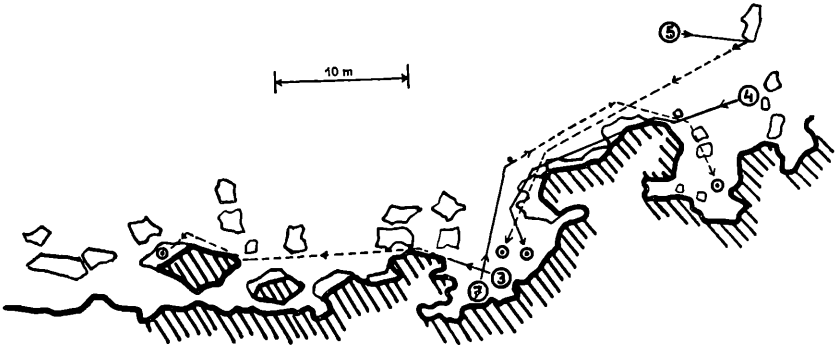


Abb. 6. Das Orientierungsvermögen der ♂♂ von *Tripterygion* nach räumlicher und zeitlicher Trennung vom Laichplatz. Die Zahlen bedeuten die Versuchsnummern (nähere Erläuterung im Text) und stehen am Ort der Freilassung; die Pfeile deuten die Richtung der zurückschwimmenden ♂♂ an. Die voll ausgezogene Linie stellt den mit dem Tauchglas verfolgten, die gestrichelte Linie den mutmaßlichen Weg der Fische dar. Die eingekreisten Endstellen sind die alten Laichplätze der Tiere. (Stark ausgezogen und schraffiert das Felsufer bzw. Fels über Wasser. Dünn ausgezogen die Felsblöcke unter Wasser.)

aller Voraussicht war das Tier jedoch nach 4 Stunden wieder bei seinem Nest. (Dieses wurde nur alle 30 Minuten lang kontrolliert, der Fisch konnte daher auch schon etwas früher dort eingetroffen sein.) Er mußte dabei auf seinem Weg dorthin von der letzten, seinem Felsen vorgelagerten Felswand entweder 3,5 m frei durch das Wasser geschwommen sein oder war am Grund entlang bis zu seinem Felsen gelangt und an diesem die 4 m hochgeklettert. Diese unglaubliche Leistung des Orientierungsvermögens wird auch dadurch nicht getrübt, daß das Tier im Versuch Nr. 5 zuerst in verkehrter Richtung schwamm und sich dann unter einem Stein versteckte. Seine Zeit von 90 Minuten wird dadurch verständlich.

Das Verhalten während der Suche.

In den Versuchen 1, 2 und 4 war es möglich, mit Hilfe des Tauchglases den Weg des Tieres zu verfolgen und sein Verhalten bei der Suche genau zu studieren.

Nach Aussetzen des *Tripterygion*-Männchens bleibt dieses meist reglos etwa 4 Minuten am Boden liegen. Nach dieser Erholungspause setzt sich der Fisch wieder in Bewegung, und zwar schwimmt er in der Regel von Anfang an genau in Richtung seines Territoriums. Woher ihm die Lage desselben vermittelt wird, ist mir völlig unklar. (Dieselbe Beobachtung machte Guitel an *Blennius sphinx*, der sein Nest aus 50 m Entfernung wiederfand.) Die Sonne, nach deren Stand sich das Tier eventuell orientieren könnte, kann kaum als Merkmal dienen, da

1. der Fisch auch an trüben Tagen sein Nest wiederfindet,
2. unter Umständen einen Großteil der Wegstrecke in tiefem Schatten zurücklegt,
3. gleichzeitig ausgesetzte Fische in entgegengesetzte Richtung schwimmen, um zu ihrem Laichplatz zu gelangen.

Das T.-Männchen schwimmt, ohne lange Pausen zu machen; die Richtung ist geradlinig, zwischen den einzelnen Schwimmzügen werden nur wenige Sekunden Rast eingelegt. Interessanterweise werden manchmal Strecken bis 2 m Länge im freien Wasser durchschwommen (das ist sonst nur beim „Propagandaschwimmen" oder bei Feindvertreibung der Fall). Während dieses Suchens hat das ♂ keine Prachtfärbung, und es wird von anderen ♂♂, deren Territorien es mitunter kreuzt, kaum beachtet (zum Unterschied von ♂♂ im Hochzeitskleid, die sich aus etwa 50 cm Entfernung gegenseitig verjagen). Es ist nun verblüffend, zu sehen, daß das ♂ in 1 m Entfernung von seinem alten Laichplatz (= an der Grenze seines Territoriums) angelangt, schlagartig die Prachtfärbung annimmt, die Flossen spreizt und in raschen, kurzen Sprüngen seinen alten Platz bezieht.

Dieses Verhalten läßt darauf schließen, daß das T.-Männchen seinen Laichplatz aus 1 m Entfernung wiedererkennt. Dies stimmt auch damit überein, daß 1 m die größte Entfernung darstellt, in der sich das Tier vom Nest fortbewegt; in diesem Umkreis ist ihm daher auch sein Territorium wohl bekannt.

B. Die Orientierung zum Nestplatz nach zeitlicher und räumlicher Trennung.

In der Folge interessierte die Frage, wie lange die Erinnerung an sein Territorium im Gedächtnis des Fisches haftet. Die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Resultate der diesbezüglichen Versuche sind aus der beigefügten Tabelle zu ersehen. Alle angestellten Versuche verliefen positiv; die Leistung, nach 3 Tagen Gefangenschaft das alte Nest aus einer Entfernung von 25 m nach 3 Stunden wiederzufinden, ist außerordentlich und übertrifft die von *Blennius sphinx* bei weitem. Dieser erkannte im Versuch Guitels nach 30 Stunden sein Nest nicht wieder, obgleich er unmittelbar an diesem selbst ausgesetzt worden war.

Tabelle 2.

Versuche über die Orientierung nach zeitlicher und räumlicher Trennung. Nähere Erklärung im Text. (* Mit der Tauchbrille verfolgt)

Versuch Nr.	Zeit der Trennung	Entfernung v. Laichplatz	Am Laichplatz eingetroffen	Nach Minuten (+ 4′ E.-Pause)
1*	5 St.	5 m	+	5
2*	12 St.	5 m	+	6
3*	12 St.	12 m	+	12
4*	24 St.	12 m	+	25
5	72 St.	25 m	+	180
6	72 St.	25 m	+	150
7	72 St.	25 m	+	180

C. Woran erkennt das *Tripterygion*-Männchen seinen Nestplatz?

Nachdem die vorangegangenen Versuche eindeutig gezeigt hatten, daß der Fisch sein Territorium auch nach langer räumlicher und zeitlicher Trenung zielgerichtet wiederfindet und aus 1 m Entfernung wiedererkennt, ergab sich zwangsläufig die Frage, woran der Fisch seinen Laichplatz erkennt. Ist das Gelege, die Ablaichstelle, der Stein oder die ganze Umgebung entscheidend, sind alle Einzelheiten im Gedächtnis des Fisches verankert? Um den Fragenkomplex grob zu sondieren, wurden die folgenden Versuche angestellt.

Der glückliche Umstand, daß *Tripterygion* auch an solchen Steinen siedelt, die durch menschliche Kraft gerade noch fortbewegt werden können, erlaubte es, den Laichstein selbst als Glied seiner Umgebung der Lage nach zu verändern. Der Fisch wurde um 14 Uhr weggefangen und sein Stein einen halben Meter weit weggetragen und um 180 Grad verdreht (Abb. 7 b). An seiner

Stelle deponierte ich einen kleineren, weißen Stein ohne jeden Aufwuchs. Dann wurde das ♂ in 4 m Entfernung ausgesetzt und abgewartet, ob das Tier seinen Laichstein an fremder Stelle, aber innerhalb seines Territoriums, wiedererkennen und das Gelege aufsuchen würde.

Das ♂, dessen Farben ausgeblaßt waren, schwamm gerade auf sein Gebiet zu. In 1 m Entfernung wurden die Bewegungen kurz und hastig, das Tier nahm schlagartig seine Prachtfärbung an und landete auf dem neuen weißen Stein. Doch schien ihm dieser fremd. Der Fisch suchte rund um den Stein, kehrte jedoch immer wieder zu diesem zurück. Vor allem suchte er die Wand des Steines auf, die die entsprechende Exposition des ursprünglichen Laichplatzes aufwies. Das Suchen und Zurückkehren dauerte mehrere Stunden. Der Fisch wechselte wiederholt die Farben. So war er meist blaß, solange er am fremden Stein saß und in der Umgebung suchte. War er jedoch am Rande seines Territoriums angelangt, so wendete er wieder um und nahm dabei wieder Prachtfärbung an. Offenbar war ihm dieser Ausschnitt wohl vertraut. Einmal landete das Tier auf seinem alten Laichstein, zeigte aber kein Wiedererkennen und verließ diesen rasch.

Der Versuch zeigte also, daß

1. das Territorium trotz der geringfügigen Umstellung erkannt wurde,
2. die Lage des Laichsteines fest im Gedächtnis eingefahren war,
3. dieser im veränderten Anblick nicht wiedererkannt wurde,
4. selbst die Position des Laichplatzes mnemotechnisch fixiert war.

Um 17 Uhr wurde der alte Stein um 90 Grad gedreht, so daß der Laichplatz nur mehr noch im rechten Winkel zu seiner ursprünglichen Lage stand (Abb. 7 c). Am nächsten Morgen wurde das ♂ mit einem ♀ balzend dort angetroffen. Der Stein war also infolge der geringen Veränderung wiedererkannt worden (möglicherweise war auch das geeignete Substrat des Laichplatzes dafür der Auslöser).

Nun wurde das ♂ abermals weggefangen und der Stein erneut um 180 Grad gedreht (Abb. 7 d). Der weiße Stein wurde weggenommen und einige Steine in nächster Umgebung wurden umgruppiert, so daß der Anblick innerhalb des Territoriums erneut verändert war. Daraufhin wurde das ♂ in 4 m Entfernung ausgesetzt. Wieder nahm es in 1 m Entfernung sein Prachtkleid an und schwamm in Richtung Laichstein, fand diesen dort jedoch nicht. Es wiederholte sich der schon beschriebene Suchvorgang. Der Aktionsradius wurde immer weiter vergrößert und erreichte

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die maximale Länge von fast 2 m. Dabei gelangte das Tier wiederholt auf seinem Laichstein zur Ruhe. Doch selbst auf dem alten Laichplatz angelangt, verweilte es dort nicht und zeigte auch kein Wiedererkennen durch Annahme des Prachtkleides.

Zuletzt wurde der Laichstein in seine ursprüngliche Lage zurückgebracht (Abb. 7 e). Das ♂ nahm, dort angelangt, sofort sein Hochzeitskleid an und begann zu balzen.

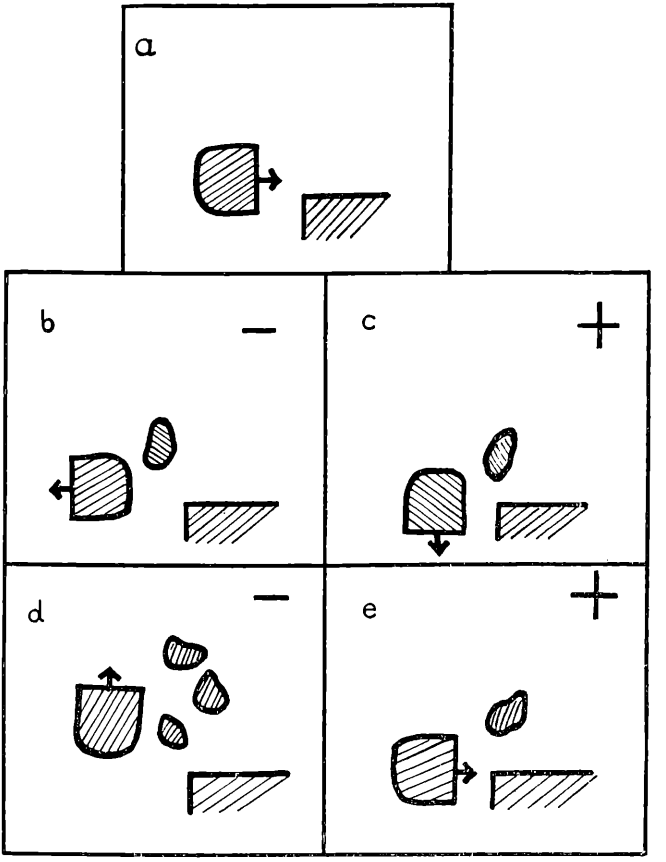


Abb. 7. Versuche über das Wiedererkennen des Laichplatzes (schematische Aufsicht von der Wasseroberfläche her). Der Pfeil nimmt seinen Ursprung vom Laichplatz der Tiere, der auf einer senkrechten Wand des Laichsteines liegt. Außer einer fixen Betonstufe wird das Milieu verschieden geändert. a zeigt die ursprüngliche Lage. In den oberen Ecken ist das Versuchsresultat (+ und —) vermerkt. Näheres siehe im Text.

Das Ergebnis dieser groben Freilandversuche ist, daß *Tripterygion* sein Territorium als Konfiguration bestimmter Einzelelemente sieht und als solches wiedererkennt. Die Einzelelemente werden scheinbar nur in ihrer Gestalt und Lage zueinander erfaßt. Aus diesem Zusammenhalt herausgelöst, verliert das Einzelelement seinen Erkennungswert, es kann also nicht transponiert werden. *Tripterygion* kennt daher seinen Laichstein und den Laichplatz darauf an sich nicht, sein „Merkzeichenraster", wie ich es nennen möchte, ist grob.

Präzisere Aussagen lassen sich aus diesen Freilandversuchen nicht ableiten. Insbesondere in der Frage nicht, bis zu welcher Grenze der Veränderung des Laichplatzes der Fisch noch positiv reagiert. Denn offenbar war dieser im zweiten Versuch trotz seiner etwas geänderten Lage wiedererkannt worden. Wäre die eingefahrene Position des Laichplatzes ausschließlich entscheidend, so hätte auch dieser Versuch negativ verlaufen müssen. Andererseits konnte der Fisch in dem fast gleichwertigen Versuch Nr. 3 die Gestalt des Laichplatzes nicht transponieren. Möglicherweise spielte in diesem Fall auch die Beleuchtung eine Rolle, da im Versuch Nr. 2 der Laichplatz wie gewohnt im Schatten lag, was bei Nr. 3 nicht der Fall war. Eine feinere Auflösung dieses Problems war im Freiland leider nicht möglich.

Über den taxonomischen Wert des Verhaltens von Tripterygion.

Im Bestreben, dem natürlichen System Rechnung zu tragen, scheint eine kritische Betrachtungsweise des Verhaltens von *Tripterygion* nicht nur gerechtfertigt, sondern auch wünschenswert[6].

Seit Risso 1810 den Fisch als *Blennius tripteronotus* beschrieben und somit als Blenniiden diagnostiziert hatte, wurde dieser Fisch (später als *Tripterygion*) stets als Angehöriger der Familie der *Blenniidae* betrachtet (vgl. Carus 1889—1893: Prodromus faunae mediterraneae, Graeffe 1888, Goëau-Brissonniere 1951). Neuere Systematiker stellen jedoch *Tripterygion* und *Cristiceps argentatus* Risso (welcher früher ebenfalls als Blenniide geführt wurde) in einer eigenen Familie der *Clinidae*, diese den *Blenniidae* gegenüber (Garman-Regan, Tor-

[6] Spinnenforscher und Entomologen wiesen bereits am Ende des 19. Jahrhunderts auf den taxonomischen Wert angeborener Verhaltensweisen hin. Die moderne Verhaltensforschung hat die Berechtigung der Zuhilfenahme strenger Gesetzlichkeiten des Verhaltens bei taxonomischen Fragen unter Beweis gestellt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

tonese, Soljan). Ein Vergleich des Verhaltens wird insofern möglich, als wir die Fortpflanzung von *Cristiceps* durch Guitel (1892), die einiger Blenniiden durch Guitel (1893), Brown (1929) und Eggert (1932), kennen.

Das Fortpflanzungsverhalten von *Cristiceps* fällt sowohl gegen das von *Tripterygion* als auch gegen das der Blenniiden, stark ab. Die Erklärung kann in der speziellen Anpassung an dichten Algenwuchs gegeben werden. Körperform, Bewegung und Nestbau sind besonderer Ausdruck dieser Spezialisation. Vielleicht kann auch das Erkennen des Geleges an sich (das *Tripterygion* mangelt) dadurch sinnvoller erscheinen, da der dichte Algenrasen keine anderweitige Orientierung erlaubt.

Die *Blenniidae* erscheinen als geschlossene Gruppe, welche durchwegs unter Steinen, in Spalten oder Bohrmuschellöchern laicht. Durch diese Anpassung an enge Raumverhältnisse wird es auch verständlich, daß die Ei- und Samenabgabe zeitlich hintereinander erfolgt.

Tripterygion zeigt dagegen keinerlei Spezialisation in einer dieser Richtungen; er lebt weder im Algenwald noch in Bohrmuschellöchern. Seine Verhaltensweisen sind daher weniger kompliziert, Ei- und Samenabgabe erfolgen gleichzeitig.

Ich habe überdies bisher noch nie ein Imponierverhalten bei *Tripterygion* gesehen. Die Blenniiden scheinen ein solches durchwegs zu besitzen. So krümmt *B. canevae* seinen Körper zu einem „Katzenbuckel", wobei der vordere Teil der Rückenflosse dem Körper angelegt wird, welcher langsam hin und her schwankt (Abb. 8a). Dieses Benehmen ist offenbar aus seinem Leben in den Bohrmuschellöchern verständlich. Ebenso das Imponiergehaben von *Blennius Zvonimiri*, welcher, im Loch sitzend, vorüberschwimmende Weibchen durch wiederholtes Hochheben des Vorderkörpers anlockt. Sein Rücken ist konkav durchgebogen, die Flossen werden gespreizt (Abb. 8b). *Tripterygion* zeigt nichts dergleichen, sein Verhaltensinventar ist auch in dieser Hinsicht arm.

Eine Abtrennung dieser Fische von den Blenniiden im natürlichen System kann daher auch von diesem Blickwinkel aus als gerechtfertigt angesprochen werden.

Zusammenfassung.

Die vorliegende Arbeit stellt eine Freilandstudie an zwei Mittelmeerfischen dar, welche neben morphologischen und ökologischen Beiträgen hauptsächlichst das Verhalten von *Callionymus festivus* Pall. und *Tripterygion tripteronotus* Risso, insbesondere während der Fortpflanzung, zum Gegenstand hat.

Das Verhalten von *Callionymus festivus* zeigt bedeutende Unterschiede zu dem von *C. lyra*. Dies geht einerseits auf die

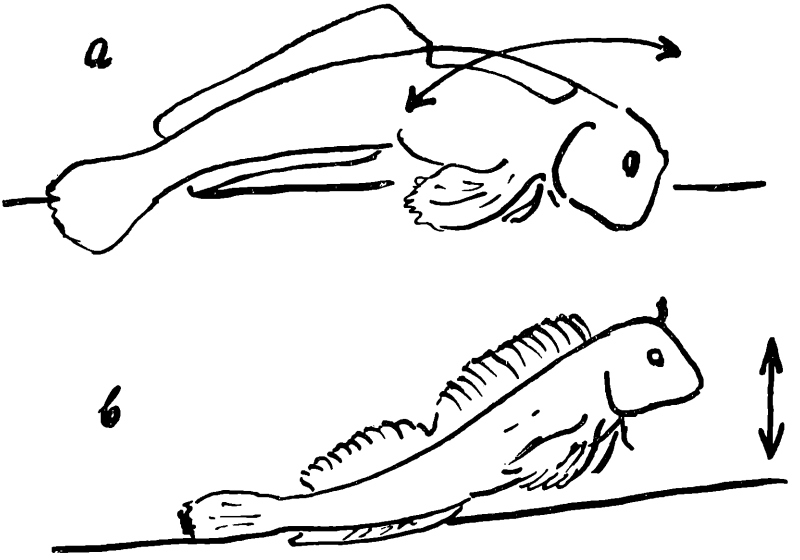


Abb. 8. Imponierstellungen von Bleniiden. a *B. canevae*. Der buckelförmig gekrümmte Körper schwankt langsam nach den Seiten. b *B. zvonimiri* schaukelt den Vorderkörper zur Anlockung des Weibchens kurz in die Höhe.

Spezifität der Art, andererseits auf den Umstand zurück, daß die bisherigen Beobachtungen im Aquarium angestellt wurden, dessen Raumknappheit gewisse Modifikationen des Benehmens mit sich gebracht haben dürfte.

Tripterygion tripteronotus weicht in seinem Verhalten stark von den Blenniiden ab. Das Substrat ist für ihn nur Basis der Bewegung, der Ernährung und des Ablaichens. Er bewohnt keine schmalen Löcher im Fels, er flüchtet in keine engen Spalten und sucht keine Versteckplätze bei Anbruch der Dunkelheit auf, wie dies die Blenniiden tun. Er hat auch kein ausgesprochenes Imponiergehaben. Das Hochraffen der Flossensegel erfolgt nur während der Laichzeit, wo es im Verein mit kurzem Zick-Zack-Schwimmen Signalfunktion haben dürfte. Dies wird besonders beim „Propaganda-Schwimmen" des Männchens augenfällig, das, für die Weibchen weithin sichtbar, um seinen Laichplatz kreuzt. Dieser liegt auf senkrechter Schattenwand.

Die Weibchen, stets in der Überzahl vorhanden, suchen vagabundierend die Laichplätze auf und warten dort auf das Freiwerden der Stelle durch die Vorgängerin. Es finden unter Umständen regelrechte Ablösen statt. Das Laichen beginnt am frühen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Morgen und endet in der Regel mittags. Das Männchen ist territorial und hält dauernd Wache. Laichende Paare scheinen die wartenden Weibchen durch ihr Verhalten zu stimulieren, ebenfalls diesen Laichplatz aufzusuchen.

Fluchtdistanz und Fluchtweg sinken am Laichplatz ungemein stark herab. Das furchtlose Anschwimmen des Weibchens bestimmt das Männchen, dieses als Partner aufzufassen. Das Männchen setzt die Fortpflanzung durch mehrere Wochen fort; die Hauptsaison ist der Juni.

Das Männchen erkennt scheinbar das Gelege an sich nicht. Sein Territorium ist ihm innerhalb dessen Grenzen (Radius 1 m) sehr wohl bekannt; offenbar erkennt er dieses an der Lage und Gestalt der Einzelelemente zueinander. Aus dem Zusammenhang herausgelöst, verlieren sie ihren Erkennungswert, das „Merkzeichenraster" von *Tripterygion* ist grob.

Freilandversuche zeigten weiters, daß dieser Fisch seinen Laichplatz auch nach tagelanger Trennung und aus relativ großen Entfernungen zielgerichtet wiederfindet. An der Grenze seines Territoriums angelangt, zeigt er dessen Wiedererkennen durch schlagartige Annahme der Prachtfärbung. Die Art der Orientierung konnte nicht festgestellt werden.

Die Abtrennung des *T. tripteronotus* von den Blenniiden in der neueren Systematik ist vom Gesichtspunkt des Verhaltens aus ebenfalls begründet. Soweit die Gattung *Blennius* bisher untersucht wurde, scheint sich eine geschlossene Abgrenzung des Verhaltens dieser Fische gegenüber den *Clinidae* abzuzeichnen. Eine genaue vergleichende Untersuchung in dieser Richtung ist im Gange.

Literaturverzeichnis.

Bopp, P., 1954: Kleine Einführung in die Tierpsychologie. Biologische Abhandlungen, Heft 9.

Brown, E. M., 1929: Notes on the breeding-habits and early larvae of the Tompot-Blenny (*Blennius gattorugine*). Proc. Zool. Soc. London, Pt. 3.

Canestrini, G., 1862: I Blennini, Anarrhichadini e Callionimini del Golfo di Genova. Arch. Zool. Anat. e Physiol., Bd. 2.

Carus, J. V., 1893: Prodromus Faunae Mediterraneae, Bd. II.

* Cocco, 1829: Su alcuni pesci del Mar di Messina. Archivio della R. Accademia Peloritana, Gennajo 1829.

Cuvier et Valenciennes, 1836—37: Histoire naturelle des Poissons. Bd. 11—12.

Eggert, B., 1931: Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes u. Blenniiformes. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 139.

— 1932: Zur Kenntnis der Biologie, der sekundären Geschlechtsmerkmale und des Eies von *Blennius pavo* Risso. Zeitschr. f. Morphologie u. Ökologie d. Tiere, Bd. 24.

Goeau-Brissonniere, W., 1951: A propos de *Tripterygion tripteronotus* Risso 1810. Bull. des Travaux publiés par la Station d'aquiculture et de pêche de Castiglione, Nouvelle Série Nr. 3.

Graeffe, E., 1888: Übersicht der Seetierfauna des Golfes von Triest, nebst Notizen über Vorkommen, Lebensweise, Erscheinungs- und Fortpflanzungszeit der einzelnen Arten. IV. Pisces. Arbeiten aus dem Zoolog. Institut der Universität Wien u. der Zoolog. Station in Triest, Tom. VII.

Guichenot, A., 1850: Histoire Naturelle des Reptiles et des Poissons. Exploration Scientifique de l'Algérie, Imprimerie Nationale, Paris.

Guitel, F., 1892: Sur les mœurs du *Clinus argentatus* Cuv. et Val. C. R. Acad. Sc. Paris, Bd. 115.

— 1893: Sur les mœurs du *Blennius sphynx* Cuv. et Val., et du *Blennius montagni* Flemming. C. R. Acad. Sc. Paris, Bd. 117.

— 1893: Observations sur les mœurs des trois Blenniides *Clinus argentatus, Blennius montagni* et *Blennius sphynx*. Arch. Zool. exper. Sér. 3, Bd. 1.

— 1892: Sur les mœurs du *Gobius minutus*. C. R. Acad. Sc. Paris, Bd. 113.

Holt, E. W., 1897: *Callionymus maculatus* Bonap. Journ. Mar. Biol. Assoc. V. S. Vol. 5, Nr. 1.

— 1898: *Callionymus maculatus* Bonap. Ibid. Vol. 5, Nr. 3.

— 1898: On the Breeding of the Dragonet (*Callionymus lyra*) in the Marine Biological Association's Aquarium at Plymouth; with a preliminary account of the Elements and some remarks on the significance of the Sexual Dimorphism. P. Zool. Soc. London, 1898.

Intosh, Mc. W. C., 1905: On the life history of the Shanny (*Bl. pholis*). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 82.

Kitzler, G., 1941: Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. Zeitschr. f. Tierpsychol., Bd. 4.

Koenig, O., 1947: Brutpflege-Beobachtung an Makropoden. Umwelt, Heft 7, Scholle Verlag, Wien.

List, H. J., 1887: Über Variation der Laichzeit bei Labriden. Biol. Zbl. Bd. 7, Nr. 2.

Lo Bianco, S., 1909: Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturitá sessuale degli animali del Golfo di Napoli. Mitt. a. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. 19.

Lorenz, K., 1935: Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Journ. Ornith., Bd. 83.

— 1937: Über die Bildung des Instinktbegriffes. Die Naturwiss., Bd. 25.

Mohr, E., 1929: Callionymidae. Tierwelt d. Nord- u. Ostsee, Bd. 12/2.

Müllegger, S., 1913: Steinpicker — Leierfisch — Seeteufel, drei Fische fürs Seewasseraquarium. Bl. f. Aqu. u. Terr. Jg. XXIV.

Risso, A., 1810: Ichtyologie de Nice. Paris.

— 1826: Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale, et particulièrement de celles de environs de Nice et des Alpes maritimes. Paris, Bd. 3.

Roule et Angel, 1930: Larves et Alevins de Poissons provenant des Croisières du Prince de Monaco. Résultats des Camp. Scient. Fasc. LXXIX. Monaco.

*Saville Kent, 1883: Handbk. GT. Intern. Fish Exhib. London.

Schmidtlein, R., 1878: Beobachtungen über die Lebensweise einiger Seetiere innerhalb der Aquarien der Zoologischen Station. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. 1.

Shufeldt, R. W., 1900: Notes on the psychology of fishes. Amer. Naturalist, Vol. 34, April.
Soljan, T., 1930: Nestbau eines adriatischen Lippfisches — *Crenilabrus ocellatus* Forsk. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 17.
— 1930: Die Fortpflanzung und das Wachstum von *Crenilabrus ocellatus* Forsk., einem Lippfisch des Mittelmeeres. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. 137, Heft 1.
— 1948: Ribe Jadrana. Institut za oceanografiju i ribarstvo f. n. r. Yugoslavije, Split.
Steche, O., 1914: Die Fische. Brehm's Tierleben, Bd. 3. Leipzig—Wien.
Steindachner u. Kolombatovic, 1883: Beiträge zur Kenntnis der Fische der Adria. Sitzungsberichte d. Kaiserl. Akad. Wissensch. Wien, Math.-Naturwiss. Klasse, Bd. 88, Abt. 1.
Tinbergen, N., 1940: Die Übersprungbewegung. Zeitschr. f. Tierpsychol., Bd. 4.
— 1951: The study of Instinct. Oxford, Clarendon Press. Ins Deutsche übersetzt v. P. Parey: Instinktlehre. 1952.
Wunder, W., 1931: Brutpflege und Nestbau bei Fischen. Erg. Biol., Bd. 7.